ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

3

МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина* и *Л. Д. Колосова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 2: 16.02.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 25.02.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.0. Уч.-изд. л. 16.2. Тираж 388 экз. Тип. зак. № 888. С 30

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 581.82

© А. Е. Васильев

УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГЕНЕЗИС ДРУЗОНОСНЫХ ИДИОБЛАСТОВ В ЛИСТЬЯХ *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*) И *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*)

A. E. VASSILYEV. THE ULTRASTRUCTURE AND GENESIS OF DRUSE IDIOBLASTS IN LEAVES OF *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*) AND *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 31.10.2008

Исследована структура растущих, закончивших рост и стареющих идиобластов с друзами оксалата кальция в листьях 2 видов растений. Идиобласты образуются только в растущих листьях. Полученные данные свидетельствуют о том, что мембрана камеры кристаллизации друзы является производной тонопласта. После завершения роста идиобласта мембрана камеры разрушается и вокруг друзы образуется капсула. Описана ультраструктура и предложена схема образования капсулы. У *Populus deltoides* в закончивших рост листьях капсула и оболочка идиобласта подвергаются лигнификации. Описаны ультраструктурные особенности идиобластов. У *Populus deltoides* идиобласты содержат хлоропласты, сходные по структуре с пластидами мезофилла, у *Urtica dioica* — редкие лейкопласты. Пероксисомы для этих клеток не характерны и синтез оксалата происходит без участия этих органелл. Идиобласты сохраняются живыми вплоть до отмирания листьев в результате старения, подвергаясь тем же структурным изменениям, что и другие клетки листьев.

Ключевые слова: друзоносные идиобласты, друзы оксалата кальция, вакуолярные включения, ультраструктура, морфогенез.

Включения в виде кристаллов оксалата кальция чрезвычайно широко распространены в растительных клетках, являясь их важным компонентом. Несмотря на огромное число работ по различным аспектам кристаллоносных клеток, некоторые из них продолжают оставаться дискуссионными. К ним прежде всего относятся происхождение и структура мембраны камеры кристаллизации и механизм инкапсуляции кристаллов. В настоящей работе приводится описание ультраструктуры кристаллоносных идиобластов, продуцирующих друзы, в растущих, закончивших рост и старых листьях *Urtica dioica* и *Populus deltoides*. Особое внимание уделено мембране камеры кристаллизации и механизму инкапсуляции друз, а также особенностям ультраструктуры цитоплазмы идиобластов.

Материал и методика

Материалом служили растения из парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Фрагменты листьев разного возраста из средней части листовой пластинки фиксировали 3%-м раствором глутаральдегида (у *U. dioi-*

са также 2%-м раствором перманганата калия) и заливали в эпоксидную смолу. Ультратонкие срезы кристаллоносных клеток, полученные с помощью ультратома Ultracut, изучали и фотографировали в электронном микроскопе Hitachi-600.

Результаты и обсуждение

У обоих исследованных видов друзы образуются в идиобластах, отличающихся от смежных клеток более крупными размерами и ультраструктурой цитоплазмы. У *Urtica dioica* в идиобласты дифференцируется часть клеток среднего слоя 3-слойного мезофилла. У *Populus deltoides* друзоносные идиобласты образуются в так называемом межпучковом мезофилле и в паренхимной обкладке жилок. Кроме этого, в паренхиме секущих жилок листа у части клеток такого же размера, как и соседние, формируются ромбические кристаллы. У обоих исследованных видов друзоносные идиобласты образуются и друзы увеличиваются в объеме только в растущих листьях, и после завершения роста частота этих клеток и размер кристаллов не изменяются. При этом закладка и дифференциация идиобластов протекают асинхронно: в одном и том же растущем листе, иногда рядом встречаются кристаллоносные клетки на стадии роста друз с более широким слоем цитоплазмы, чем в смежных клетках (растущие), и клетки почти без цитоплазмы (закончившие рост).

Друзы закладываются и растут в центральной вакуоли (табл. I, *а*) внутри так называемой камеры кристаллизации. Хотя друзы и сохраняются при подготовке материала для электронной микроскопии, при ультратонкой резке они «вылетают» из него при первом же движении ножа ультрамикротома, в результате чего на срезе остается «дырка», очерчивающая контуры выкрошившегося кристалла. Камера кристаллизации является одним из факторов, определяющих форму кристалла, служит как бы «опалубкой», в которой происходит «застывание» оксалата кальция. Благодаря образованию кристаллов обеспечивается регуляция содержания кальция и щавелевой кислоты в цитоплазме. В камере кристаллизации кальций смешивается с оксалатом, в результате чего образуется соль в виде кристалла. Кальций поглощается из апоплазмы растения в цитозоль идиобласта, откуда переносится в вакуоль. Щавелевая кислота, по-видимому, синтезируется в цитоплазме самой клетки (Kostman et al., 2001).

У обоих исследованных видов камера кристаллизации отграничена от остальной части вакуоли мембраной (табл. I, *б*), не отличимой по толщине и структуре от тонопласта кристаллоносной клетки. Уникальная особенность растущих идиобластов исследованных растений — присутствие в вакуоли вне камеры большого числа одинарных мембран и пузырьков (табл. I, *а*). Интравакуолярные мембраны не отличаются по структуре как от тонопласта, так и от мембраны камеры кристаллизации (табл. I, *б*). Интравакуолярные пузырьки располагаются свободно и в контакте с мембранами (табл. I, *в*), в том числе с тонопластом (табл. I, *г*). Полученные результаты свидетельствуют о том, что источником мембраны камеры кристаллизации, в конечном счете, является тонопласт: отчленившиеся от него пузырьки в последующем сливаются с интравакуолярными мембранами, обеспечивая их рост.

Как показывает анализ литературных данных, происхождение и структура мембраны камеры кристаллизации у разных растений, по-видимому, различаются. Так, в рафидоносных идиобластах *Spirodela oligorrhiza* (Ledbetter, Porter, 1970), *Oenothera hookeri* (Schötz et al., 1970) и *Psychotria punctata* (Horner, Whitmoyer, 1972), как и в друзоносных идиобластах исследованных в настоящей работе растений, мембрана камер, по-видимому, является производной тонопласта. В рафидоносных идиобластах *Yucca torreyi* (Kausch, Horner, 1984) и в идиобластах с кристаллическим песком *Beta vulgaris* (Franceschi, 1984) эта мембрана, скорее всего, образуется в вакуоли *de novo* путем самосборки из аморфного электронно-плотного материала, который окружает камеры, вне связи с тонопластом. Этот материал в рафидоносных и друзоносных идиобластах видов рода *Amorphophallus* поставляется в вакуоль из цитоплазмы как содержимое пузырьков (Prychid et al., 2008). Наконец, в склереидах с призматическими кристаллами в развивающейся семенной кожуре *Phaseolus vulgaris* эта структура вообще не является типичной мембраной, а состоит из упорядоченных субъединиц как в белковых кристаллах (Barnabas, Arnott, 1990).

Камера кристаллизации увеличивается вместе с ростом кристалла и определяет его форму и размер, т.е. служит матрицей кристаллизации. Соответственно растет и мембрана камер.

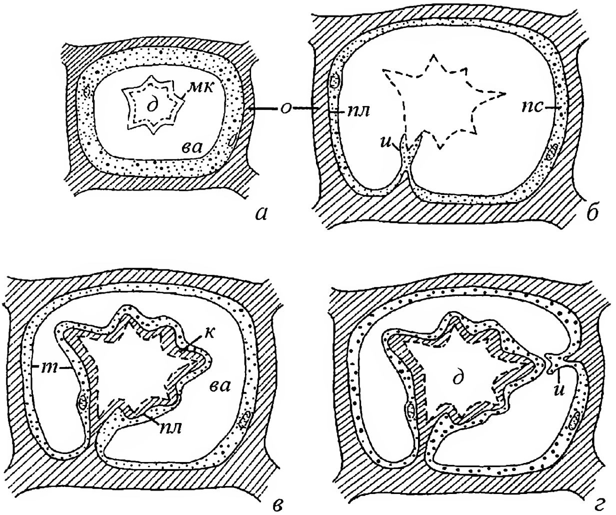
При завершении роста друзы вокруг нее образуется сплошная капсула, а камера кристаллизации с ее мембраной исчезает (табл. II, *а*). По ультраструктуре капсула похожа на оболочку клетки, но более тонкая и неравномерной толщины. Капсула прилегает к мембране, не отличимой по структуре и толщине от плазмалеммы идиобласта, затем идут узкий слой цитоплазмы с рибосомами, очень редко митохондриями и, наконец, тонопласт, отграничивающий цитоплазму от центральной вакуоли (табл. II, *б*). В отдельных местах кристалл острием касается постенной цитоплазмы. Капсула, ее плазмалемма, цитоплазма и тонопласт непрерывны с соответствующими компонентами остальной части клетки (табл. II, *в*, *стрелка*).

При образовании капсулы мембранные элементы из вакуоли исчезают (табл. II, *а*), что еще раз свидетельствует об их роли в образовании кристалла.

Инкапсуляция кристаллов отмечена также для кристаллоносных клеток *Canavalia ensiformis* (Frank, Jensen, 1970), *Cercidium floridum* (Price, 1970), *Abutilon pictum* (Brander, 1987), *Rhynchosia caribaea* (Horner, Zindler-Frank, 1982), *Glycine max* (Ilarslan et al., 2001). Как показано гистохимически, она состоит, подобно клеточной оболочке, из водонерастворимых полисахаридов, в частности из гемицеллюлоз (Ilarslan et al., 2001; Katayama et al., 2007).

Возникает вопрос: каким образом находящийся в вакуоли кристалл в конце концов оказывается изолированным от нее 4-слойной структурой? Однозначного ответа на этот вопрос до сих пор нет (см. одну из последних обзорных статей: Franceschi, Nakata, 2005). H. Ilarsan с соавт. (2001, с. 251) считают, что «капсула образуется между кристаллом и тонопластом вакуоли, затем она растет в сторону оболочки, после чего тонопласт сливается с плазмалеммой, что выводит кристалл из цитоплазматического пространства». Иными словами, эти авторы считают, что капсула образуется в вакуоли вне связи с цитоплазмой и лишь после завершения своего формирования становится (неясным образом) непрерывной с оболочкой идиобласта. По мнению A. Barnabas, H. Arnott (1990: 335), оболочка образует локальное утолщение, которое «вступает в контакт с кристаллом и начинает расти вокруг него». Каким образом оболочка клетки может вступать в контакт с лежащим в вакуоли кристаллом, не поясняется.

По моему мнению, наиболее вероятным механизмом инкапсуляции кристалла может быть следующий (см. рисунок). В растущем идиобласте кристалл находится внутри камеры кристаллизации, ограниченной мембраной, которая со всех сторон окружена вакуолярным соком (см. рисунок, *а*). При завершении роста клетки пристенный слой цитоплазмы с плазмалеммой и тонопластом в одном месте или нескольких местах инвагинирует в вакуоль в сторону кристалла одновременно с отложением инвагинирующим участком полисахаридной оболочки между поверхностью кристалла и плазмалеммой (см. рисунок, *б*). При этом в месте инвагинации



Возможный механизм инкапсуляции друзы (схема).

а — растущий идиобласт, *б* — образование инвагинации цитоплазмы, *в* — рост инвагинировавшей структуры вокруг кристалла, *г* — образование второй инвагинации цитоплазмы в сторону кристалла. *ва* — вакуоль, *д* — друза, *и* — инвагинация, *к* — капсула, *мк* — мембрана камеры кристаллизации, *о* — оболочка идиобласта, *пл* — плазмалемма, *пс* — пристенный слой цитоплазмы, *т* — тонопласт.

плазмалемма и тонопласт должны сливаться друг с другом. В связи с этим важно отметить, что их строение в идиобластах в отличие от других типов клеток идентично. Этот факт, свидетельствующий о возможности слияния данных типов мембран, отмечен также для *Cercidium floridum* (Price, 1970). Инвагинировавшая структура растет вокруг кристалла до тех пор, пока она полностью не отграничит его от вакуоли (см. рисунок, *в*). Инвагинация пристенного слоя цитоплазмы в сторону капсулы позднее может происходить и в другом месте клетки (см. рисунок, *г*). В это время тонопласт, плазмалемма и слой цитоплазмы, образовавшиеся вокруг кристалла, сливаются с соответствующими элементами пристенного слоя, а капсула становится непрерывной с клеточной оболочкой. Непрерывный переход оболочки идиобласта в капсулу в одном месте или нескольких местах иногда можно наблюдать на срезах (табл. II, *в*). Этот факт был отмечен и для других растений (*Cercidium floridum*: Price, 1970; *Canavalia ensiformis*: Frank, Jensen, 1970; *Rhynchosia caribaea*: Horner, Zindler-Frank, 1982).

У *Populus deltoides* в закончивших рост листьях капсула и оболочка идиобласта подвергаются лигнификации (окраска сафранином). При этом оболочка контактирующих с идиобластом клеток остается не лигнифицированной. Лигнификация оболочки и капсулы идиобластов отмечена также для *Canavalia ensiformis* (Frank, Jensen, 1970).

У *Urtica dioica* в некоторых идиобластах недавно закончивших рост листьев друза может целиком вытеснять вакуоль, при этом под световым микроскопом весь кристалл выглядит лежащим в цитоплазме, хотя, как это видно под электронным микроскопом, он отделен от нее капсулой и плазмалеммой. Эта особенность присуща также идиобластам листьев *Abutilon pictum* (Brander, 1987), кристаллоносным клеткам семенной кожуры *Glycine max* (Ilarslan et al., 2001), как показывает анализ представленных в статьях этих авторов иллюстраций. В этом случае капсула и ее плазмалемма граничат с основной цитоплазмой клетки. Однако такое состояние очень кратковременно и вскоре идиобласт опять подвергается сильной вакуолизации.

В период осаждения оксалата кальция друзоносные идиобласты у обоих исследованных видов растений содержат больше цитозоля, митохондрий, элементов эндоплазматического ретикулума и телец Гольджи, чем смежные клетки. Так, в растущих идиобластах *Populus deltoides* насчитывается в среднем 14 митохондрий на срез клетки против 8 в мезофилле, телец Гольджи 9 против 1 (Васильев, Муравник, 1997). Однако кристы в митохондриях идиобластов развиты так же, как и в смежных клетках. Большее богатство растущих кристаллоносных клеток цитоплазмой с органеллами отмечено и для других растений (Frank, Jensen, 1970; Horner, Whitmoyer, 1972; Barnabas, Arnott, 1990; Franceschi, Nakata, 2005). Повышенное число митохондрий связано с тем, что они обеспечивают энергией быстрый рост идиобласта и одновременно происходящий в нем активный транспорт кальция через тонопласт.

Эндоплазматический ретикулум имеет вид длинных, располагающихся вдоль оболочки гранулярных цистерн и коротких агранулярных трубочек (табл. III, *а, б*). Одна из возможных функций ЭР — поддержание низкого уровня кальция в цитозоле за счет его поглощения в полость ретикулярных элементов (Franceschi, Nakata, 2005). Повышенное число телец Гольджи объясняется, вероятно, участием продуцируемых ими пузырьков в ускоренном росте оболочки идиобластов и пополнении участков тонопласта, теряемых при образовании интравакуолярных мембран.

Пероксисомы не характерны для идиобластов листьев исследованных в настоящей работе растений, они не связаны с хлоропластами, тогда как в мезофилле пероксисом много и число их увеличивается по мере роста клетки, они вступают в тесный контакт с хлоропластами (Васильев, Муравник, 1997). Уменьшенное по сравнению со смежными клетками число пероксисом вообще характерно для кристаллоносных идиобластов (Franceschi, Nakata, 2005). У *Typha angustifolia* пероксисомы с началом кристаллизации из идиобластов исчезают совершенно (Kausch, Horner, 1983). Это свидетельствует о непричастности этих органелл в данном типе клеток к кристаллогенезу.

У исследованных в настоящей работе растений число пластид в идиобластах значительно меньше, чем в мезофилле, особенно у *Urtica dioica*. Так, растущие идиобласты *Populus deltoides* содержат в среднем 4 пластиды на срез клетки, смежные клетки палисадного мезофилла — 9. Отличаются идиобласты от мезофилла и по структуре пластид. Хотя у *P. deltoides* они представлены хлоропластами такого же размера, что и в мезофилле, периферический ретикулум в них развит сильнее, а крахмальные зерна не характерны (табл. III, *в*). У *U. dioica* пластиды идиобластов иные, это единичные мелкие лейкопласты почти без внутренних мембран (табл. III, *г*). В идиобластах фотосинтезирующих органов других исследованных растений тип и строение пластид также различаются в зависимости от систематической принадлежности растения. Так, у *Lemna minor* (Arnott, Pautard, 1970; Mazen et al., 2003), *Typha angustifolia* (Kausch, Horner, 1983) и *Cercidium floridum* (Price, 1970), как и у *Urtica dioica*, это мелкие и редкие лейкопласты. Данный тип пластид, естественно, характерен и для кристаллоносных идиобластов незеленых органов всех растений. В идиобластах листьев *Oenothera hookeri* (Schötz et al., 1970), *Canavalia ensiformis* (Frank, Jensen, 1970), *Psychotria punctata* (Horner, Whitmoyer, 1972) развиваются хлоропласты, однако более мелкие и со слабее выраженной тилакоидной системой, чем в клетках мезофилла. Для идиобластов *Beta vulgaris* (Franceschi, 1984) также характерны хлоропласты, однако по структуре они такие же, как и в мезофилле.

В литературе обсуждается вопрос о локализации синтеза оксалата, используемого для образования кристаллов. В фотосинтезирующей ткани щавелевую кислоту синтезируют пероксисомы, используя для этого гликолат, образующийся в хлоропластах при фотосинтезе. В клетках этой ткани пероксисомы многочисленны и крупны. Они находятся в тесном контакте с хлоропластами. Данные микроавторадиографии, полученные на рафидоносных идиобластах корней *Lemna minor* (Franceschi, 1989), *Yucca torrei* (Horner et al., 2000) и *Pistia stratiotes* (Kostman et al., 2001; Franceschi, Nakata, 2005), показывают, что в них предшественником оксалата, скорее всего, служит не гликолат, а аскорбиновая кислота. Затемнение растущих листьев *Typha angustifolia* не оказывало влияния на биосинтез оксалата, число идиобластов и рафид в них (Kausch, Horner, 1983), что свидетельствовало против образования оксалата из гликолата и в клетках мезофилла этого растения в процессе фотосинтеза.

Следует иметь ввиду, что, как показывают экспериментальные данные, полученные на листьях *Canavalia ensiformis* (Frank, 1969) и корнях *Pistia stratiotes* (Kostman et al., 2001), биосинтез всей щавелевой кислоты происходит *in situ*, только в кристаллоносных идиобластах, в которых она сразу же осаждается в виде кристаллов путем связывания с Ca^{2+}. Сомнительно, чтобы мелкие и немногочисленные лейкопласты, характерные для идиобластов незеленых органов всех и зеленых органов многих растений, были способны к синтезу всего количества щавелевой кислоты. Таким образом, до сих пор остается не ясной локализация в клетке синтеза оксалата — одной из основных функций кристаллоносных идиобластов.

При завершении роста идиобласта (после образования капсулы друзы) в нем усиливается вакуолизация, количество цитозоля и число органелл уменьшаются, пузырьки и другие мембранные элементы из вакуолей исчезают (табл II, *а*) — размер вакуоли и его содержимое становятся такими же, как и в смежных клетках.

В процессе старения листа друзоносные идиобласты подвергаются изменениям, сходным с изменениями клеток мезофилла (Васильев, 1997) и эпидермиса (Васильев, 2008). На завершающем этапе старения (в желтых листьях), как и в клетках мезофилла и эпидермиса, все типы органелл, хотя и в очень небольшом количестве, сохраняются интактными. Целостность пограничных мембран, включая тонопласт и плазмалемму вокруг капсулы, также не нарушается.

Из описанного выше следует, что формирование друз представляет собой не простое осаждение в вакуоли водонерастворимого оксалата кальция, а является весьма сложным процессом, находящимся под контролем клетки.

Благодарности

Приношу благодарность Т. И. Кравцовой и О. В. Костиной за советы при обсуждении модели инкапсуляции друз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе жизненного цикла. 3. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794—807.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе жизненного цикла. 4. Основные клетки эпидермиса // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 11. С. 1724—1736.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*). 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Arnott H. J., Pautard F. G. E. Calcification in plants // Biological calcification: cellular and molecular aspects. Appleton-Century-Crofts. New York, 1970. P. 375—446.

Barnabas A. D., Arnott H. J. Calcium oxalate crystal formation in the bean (*Phaseolus vulgaris*) seed coat // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 3. P. 331—341.

Brander U. Ultrastructure of the callose and cellulose envelopes in the calcium oxalate idioblasts of *Abutilon pictum* // Phyton. 1987. Vol. 26. N 2. P. 171—192.

Franceschi V. R. Developmental features of calcium oxalate crystal sand deposition in *Beta vulgaris leaves* // Protoplasma. 1984. Vol. 120. N 3. P. 216—223.

Franceschi V. R., Nakata P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function // Ann. Rev. Plant Biol. 2005. Vol. 56. P. 41—61.

Frank E. Zur Bildung des Krystallidioblastenmusters bei *Canavalia ensiformis*. III. Gehalt an Oxalat, Stickstoff und Trockengewicht im Verlauf der Blattentwicklung // Z. Pflanzenphysiol. 1969. Bd 61. H. 2. S. 114—121.

Frank E., Jensen W. A. On the formation of the pattern of crystal idioblasts in *Canavalia ensiformis* DC. IV. The fine structure of the crystal cells // Planta. 1970. Vol. 95. N 3. P. 202—217.

Horner H. T., Whitmoyer R. E. Raphide crystal cell development in leaves of *Psychotria punctata* // J. Cell Sci. 1972. Vol. 11. N 2. P. 339—355.

Horner H. T., Zindler-Frank E. Histochemical, spectroscopic, and x-ray diffraction identifications of the two hydration forms of calcium oxalate crystals in three legumes and *Begonia* // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 6. P. 1021—1027.

Ilarslan H., Palmer R.G., Horner H. T. Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean // Ann. Bot. 2001. Vol. 88. N 2. P. 243—257.

Katayama H., Fujibayashi Y., Nagaoka S., Sugimura Y. Cell wall sheath surrounding calcium oxalate crystals in mulberry idioblasts // Protoplasma. 2007. Vol. 231. N 3—4. P. 245—248.

Kausch A. P., Horner H. T. The development of mucilaginous raphide crystal idioblasts in young leaves of *Typha angustifolia (Typhaceae)* // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N. 5. P. 691—705.

Kausch A. P., Horner H. T. Differentiation of raphide crystal idioblasts in isolated root culture of *Yucca torreyi (Agavaceae)* // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 7. P. 1474—1484.

Kostman T. A., Tarlyn N. M., Loewus F. A., Franceschi V. R. Biosynthesis of L-ascorbic acid and conversion of carbons 1 and 2 of L-ascorbic acid to oxalic acid occurs within individual calcium oxalate crystal idioblasts // Plant Physiol. 2001. Vol. 125. N 2. P. 634—640.

Ledbetter M. C., Porter K. R. Introduction to the fine structure of plant cells // Springer Verl. Berlin, 1970. 188 p.

Li X., Franceschi V. R. Distribution of peroxisomes and glycolate metabolism in relation to calcium oxalate formation in *Lemna minor* // Europ. J. Cell Biol. 1990. Vol. 51. N 1. P. 9—16.

Mazen A. M. A., Zhang D., Franceschi V. R. Calcium oxalate formation in *Lemna minor*: physiological and ultrastructural aspects of high capacity calcium sequestration // New Phytol. 2003. Vol. 161. N 4. P. 435—448.

Price J. L. Ultrastructure of druse crystal idioblasts in leaves of *Cercidium floridum* // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 8. P. 1004—1009.

Prychid C. J., Jabaily R. S., Rudall P. J. Cellular ultrastructure and crystal development in *Amorphophallus* (*Araceae*) // Ann. Bot. 2008. Vol. 101. N 8. P. 983—985.

Schötz F., Diers L., Bathelt H. Zur Feinstruktur der Raphidenzellen. I. Die Entwicklung der Vakuolen und der Raphiden // Z. Pflanzenphysiol. 1970. Bd 63. N 2. S. 91—113.

SUMMARY

The structure of growing, fully mature and senescing idioblasts with the druses of oxalate calcium in the leaves of the two plant species was studied. It is established that the idioblasts are formed only in growing leaves. The ultrastructural data indicate that the membrane of the crystallization chamber is a derivative of the tonoplast. This membrane disintegrates after the idioblast growth is completed and the sheath is formed around the druse. The diagram of the sheath formation is presented. Its ultrastructure is described. It the fully grown leaves of *Populus deltoides* the sheath and idioblast cell wall undergo lignification. The ultrastructural features of the idioblasts are described. In *Populus deltoides* they contain chloroplasts that are similar in their structure to those of the mesophyll cells. In the *Urtica dioica* crystal-containing cells, leucoplasts are formed. Peroxisomes are uncharacteristic components of these cells. The idioblasts remain intact as far as the terminal stage of leaf senescence is reached. During ageing they undergo the same structural changes that occur in the other leaf cells.

УДК 581.33.2

© В. В. Григорьева,[1] А. А. Коробков,[1] П. И. Токарев[2]

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*)

V. V. GRIGORYEVA, A. A. KOROBKOV, P. I. TOKAREV.

POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Поступила 10.12.2007
Окончательный вариант получен 23.04.2008

При помощи светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена пыльца 82 видов рода *Artemisia*, а также *Elachanthemum intricatum*, *Artemisiella stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri*. Ультраструктура оболочки пыльцы *Artemisia incana*, *Artemisiella stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri* исследована на ультратонких срезах при помощи трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Палиноморфологически род *Artemisia* довольно однотипен. Большое сходство пыльцевых зерен разных видов этого рода, с одной стороны, и индивидуальная вариабельность таких признаков как число апертур, характер эндоапертур, форма и размеры зерен, с другой стороны, не позволяют достоверно определять виды полыней по пыльце. Однако обнаруженные с помощью СЭМ детали скульптуры являются хорошими дополнительными признаками для характеристики некоторых видов или отдельных групп видов. Палинологические данные подтверждают самостоятельность родов *Artemisiella* и *Elachanthemum*. Пыльца *Artemisiastrum palmeri* не имеет существенных морфологических отличий от пыльцы представителей *Artemisia*. Подрод *Seriphidium* палиноморфологически хорошо отличается от подродов *Artemisia* и *Dracunculus*.

Ключевые слова: *Artemisia*, пыльцевые зерна, апертуры, экзина, скульптура.

Род *Artemisia* L. включает свыше 500 видов и является одним из десяти наиболее крупных родов семейства сложноцветных.

Наибольшее число видов полыней являются полудревесными формами — полукустарниками и полукустарничками, а также многолетними травянистыми растениями. Небольшое число видов представляют малолетние или однолетние травы. Полыни являются компонентами пустынных, степных, лесных, тундровых и высокогорных растительных сообществ. В аридных регионах в некоторых пустынных и степных растительных сообществах они играют доминирующую роль. Высокую активность проявляют однолетние и малолетние полыни при заселении мест обитаний с нарушенным природным растительным покровом. Распространены представители рода главным образом в умеренных зонах Евразии и Северной Америки, небольшое число видов встречается в Северной Африке, единичные виды отмечаются в Южной Америке и в юго-восточной Азии.

Для видов *Artemisia* характерна высокая степень морфологической изменчивости вегетативных органов и нечетко выраженная изменчивость признаков генеративных структур — цветков и семянок. Особенности морфологии цветков, формы и характера покрова семянок, как правило, трудно распознаваемы и представляют бóльшую сложность при оценке их таксономической значимости. Особенности морфологии, проявляемые в широком спектре экологических условий на огромной территории, представляют значительные затруднения при решении вопросов таксономии и систематики полыней. Поэтому система рода, его объем и родственные связи остаются целью новейших интенсивных исследований с использованием и сопоставлением данных полученных различными методами, в том числе и палинологическим.

В настоящей работе мы придерживаемся основных подразделений рода *Artemisia,* принятых П. П. Поляковым во «Флоре СССР» (1961). Выделение подродов *Artemisia, Dracunculus* и *Seriphidium* признается как наиболее приемлемое большинством отечественных ботаников до настоящего времени. Незначительные изменения и дополнения вносились только в секционное подразделение родов (Коробков, 1981; Леонова, 1988; Филатова, 1986; Березовская и др., 1986).

Несмотря на то что многие палинологии неоднократно обращались к изучению рода *Artemisia* (Моносзон, 1950; Куприянова, Алешина, 1972; Singh, Joschi, 1969; Praglowski, 1971; Jiang et al., 2005, и др.), морфология пыльцы большего числа видов до настоящего времени изучена недостаточно.

Нерешенной остается проблема идентификации видов по признакам пыльцевых зерен. Необходимость таких определений диктуется тем, что пыльца полыней часто встречается в отложениях ледниковых эпох и служит индикатором аридного климата и развития обширных безлесных ландшафтов при формировании четвертичных отложений юго-восточных районов Европы, Сибири, северо-восточной Азии и Аляски (Моносзон, 1950; Коробков, 1981; Couteaux, Pons, 1987). Кроме того, пыльца массовых видов *Artemisia* в период цветения в большом количестве содержится в воздухе и является причиной острых аллергических заболеваний и поэтому привлекает внимание специалистов, анализирующих аэропалинологические пробы (Caramiello et al., 1989, 1994, 1995).

М. Х. Моносзон (1950), используя только данные светооптической микроскопии, составила ключ для определения пыльцы 64 видов полыней и отмечала, что подроды достаточно хорошо различаются по морфологии пыльцевых зерен, а возможность определения пыльцы до вида в разных подродах неодинакова. J. Praglowski (1971), по данным световой и электронной микроскопии, отмечал неперспективность видовых определений *Artemisia* по пыльце из-за палиноморфологического однообразия рода.

Остается открытым и вопрос о значении морфологических признаков пыльцы для систематики рода. Так, G. Singh и R. Joshi (1969) отмечали, что в роде *Artemisia* существуют непрерывные палиноморфологические ряды, поэтому выделенные палиногруппы следует считать условными. Количественные характеристики пыльцевых зерен видов из различных систематических групп значительно перекрываются, и не удается найти резкие различия ни между подродами, ни между секциями (Коробков, 1981). Противоположного мнения придерживаются китайские исследователи, они подчеркивают систематическую значимость палиноморфологии для систематики рода *Artemisia* (Jiang et al., 2005).

Цель данной работы — разработка подробной палинологической характеристики рода *Artemisia* и оценка таксономической значимости признаков пыльцевых зерен для их использования при уточнении некоторых вопросов систематики рода.

Материал и методика

Материалом для исследования послужила пыльца 82 видов рода *Artemisia*, а также *Elachanthemum intricatum*, *Artemisiella stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri*, взятая с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Пыльцевые зерна исследовали с помощью светового (СМ), электронного сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов.

Для светооптического исследования использовали классический ацетолизный метод (Erdtman, 1952). Полученные препараты изучали при помощи микроскопа МБИ-15. Микросъемку производили цифровой фотокамерой фирмы Nikon coolpix 4500 при 1000-кратном увеличении, с использованием масляной иммерсии. Цифровые изображения обрабатывали в программе Adobe Photoshop 3.0.

Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JSM-35C. Пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты и напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке.

Описания проводили по общепринятой схеме, учитывающей тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (см. таблицу).

Ультраструктуру оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Хитачи-600. Пыльники, содержащие пыльцевые зерна, фиксировали в 3%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8—7.2 при комнатной температуре в течение 24 ч, затем в 1%-м растворе OsO_4 на том же буфере в течение 2 ч. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы изготавливали стеклянными ножами на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца.

Результаты и обсуждение

Пыльца всех изученных видов *Artemisia* 3-бороздно-оровая, иногда в одном и том же образце наряду с основным типом встречаются 2-бороздно-оровые (иногда эти борозды сливаются на полюсах, образуя одну опоясывающую апертуру) и 4-бороздно-оровые пыльцевые зерна.

В целом для рода характерны почти сфероидальные, широкоэллипсоидальные или слегка сплющенные пыльцевые зерна. В одном и том же образце форма пыльцевых зерен непостоянна, однако, как правило, преобладает почти сфероидальная пыльца. Очертания с экватора округлые или эллиптические, с полюса 3-лопастные.

Род характеризуется некрупными пыльцевыми зернами, у большинства видов максимальная ось не достигает 30 мкм. Исключение составляет октоплодная *A. furcata*, у которого были обнаружены более крупные зерна, с полярной осью 40 мкм. Самая мелкая пыльца с максимальной осью не более 20 мкм — у представителей подрода *Seriphidium.* В пределах образца размеры колеблются незначительно, редко значения основных параметров, полярной оси и экваториального диаметра превышают 5 мкм.

Следует отметить, что существует корреляция между размерами пыльцы и плоидностью видов. Так, диплоидные виды обладают более мелкой пыльцой

Описания пыльцевых зерен представителей рода *Artemisia*

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Подрод *Artemisia* Less. Секция *Artemisia*								
Artemisia opulenta Pamp. Камчатка, Едизовский р-н, Семяченское лесничество, р. Гейзерная, 29 VIII 1977. В. Храмцов	2n = 54	26.6—31.8	26.9—29.8	5.4—6.8	17.3—19.6	5.8—8.6	3.7—4.4	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 0.3—0.4 мкм. Гранулы относительно крупные, около 0.1 мкм в диам.
Artemisia ussuriensis Poljak. Приморье. Залив Восток, долина р. Синдима, с. Душкина. 5 IX 1913. В. Комаров	2n = 16	22.2—25.6	21.1—26.0	4.0—6.2	14.9—16.0	3.6—7.2	3.1—4.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними около 1 мкм. Основания шипов ребристые, ребрешки идут радиально по поверхности шипа. Гранулы мелкие, более или менее округлые
Секция *Abrotanum* Bess.								
Artemisia remotiloba Krasch. Якутия. Олекма. П. Голяков	2n = 54	25.4—27.1	24.6—31.6	4.6—6.7	16.7—19.4	6.3—8.1	3.5—4.5	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 1 мкм, расстояние между ними 0.3—0.4 мкм. Поверхность между шипами морщинистая
Artemisia punctigera Krasch. Восточный берег о-ва Сахалин. Залив Набиль. 25 VIII 1932. А. Петров	2n = 18	23.0—26.5	22.1—24.3	4.4—5.4	16.3—17.3	5.2—7.6	3.5—3.6	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 1 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Поверхность между ними шероховатая
Artemisia globularia Bess. Чукотка, оз. Коолень. 7 VII 1970. Ю. Кожевников	2n = 36	29.3—32.1	25.5—28.5	4.7—7.3	15.8—16.8	5.5—10.0	3.5—4.2	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1—2.0 мкм, поверхность морщинистая
Artemisia furcata Bieb. Чукотка, р. Танюрер. 7 VII 1979. А. Коробков, Н. Секретарева	2n = 36	29.8—32.9	26.4—27.9	5.8—6.8	18.0—18.7	7.5—9.0	3.2—3.8	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.8 мкм, высота 0.3 мкм, расстояния между ними 1—1.2 мкм, поверхность шероховатая

Продолжение таблицы

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Artemisia furcata Bieb. U. S. A. Alaska. Seard Peninsula. W. Side of Salmon L. 21 VII 1992. Б. Юрцев	2n = 72	36.4—40.1	34.0—37.8	8.3—8.7	23.6—24.7	7.9—12.3	5.4—5.9	Шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними около 1 мкм, поверхность мелкоморщинистая. Морщинки короткие, неглубокие, переплетаясь, образуют густую сеть
Artemisia insulana Krasch. О-в Медный. С. Преображенское. 1 VII 1930. А. Кардаков	2n = 18	28.1—30.0	26.6—30.1	4.5—6.4	16.3—18.5	6.0—10.6	3.6—4.1	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.8 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы достаточно крупные, диаметром около 0.15 мкм, более или менее округлые, иногда сливаются
Artemisia persica Boiss. Самаркандская обл., Джизакский уезд, Северный склон горы Туркестанского хребта, ущелье р. Терскли (приток р. Санзирь). 14 VI 1914. А. Михельсон	2n = 18	23.7—26.7	22.5—25.5	4.2—5.6	15.6—16.5	6.5—9.3	2.5—3.2	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.5—0.7 мкм, расстояние между ними 1.2—1.3 мкм. Гранулы мелкие, плотно прилегают друг к другу
Artemisia norvegica Fries Северный Урал. Вогульский Камень. 23 VII 1958. К. Игошина	2n = 18	25.6—27.5	25.4—29.0	4.0—5.2	16.8—18.7	6.6—7.9	3.5—3.9	Звездчато-шиповатая. Диаметр основания шипов около 2 мкм, высота около 1 мкм, от вершины шипа к основанию 4—5 ребрешек, придающих поверхности звездчатый узор. Поверхность между шипами неясно бугорчатая
Artemisia flava Jurtz. Чукотский национальный округ, Анюйское нагорье, оз. Верхний Иллирней. 12 VII 1973. В. Петровский	2n = 18	28.0—30.4	24.3—29.0	6.3—7.0	16.3—19.2	7.9—9.6	3.5—4.5	Шиповатая, диаметр основания шипов около 1.0 мкм, высота около 1.0 мкм. Расстояние между ними 1.0—2.0 мкм. Поверхность зерна между шипами мелкоморщинистая, морщинки короткие, неглубокие, переплетаются между собой и образуют сплошную густую сеть

Секция *Absinthium* (Lam.) DC.							
Artemisia hololeuca Bieb. ex Bess. 1. Волгоградская обл., правый берег р. Хопра у ст. Луковской. 19 VII 1966. Т. Абрамова 2. Волгоградская обл., ст. Усть-Бузулук. 25 VI 1978. В. Сагалаев	2n = 18	19.9—24.1	20.0—23.2	4.3—6.0	13.1—16.5	4.5—9.0	2.9—3.2	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, округлые
Artemisia glomerata Ledeb. Чукотский национальный округ, Чаунский р-н, пос. Апапельхино. 4 VII 1973. А. Сытин	2n = 18	23.5—26.2	22.3—25.5	4.8—7.3	14.3—17.0	4.2—10.0	3.5—4.5	Шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1—1.6 мкм, поверхность шероховатая
Artemisia androsacea Seem. Аляска, п-ов Сыоарт, Лососевое озеро. 10 VII 1992. О. Афонина	2n = 36	26.8—32.3	25.9—30.0	6.5—7.6	16.1—20.8	7.9—11.7	4.9—5.8	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота около 1 мкм. Расстояние между ними 1—1.6 мкм. Между шипами мелкие гранулы и единичные едва заметные перфорации
Artemisia senjavinensis Bess. Чукотка. Чаплинские горячие Ключи. 15 VII 1969. А. Коробков	2n = 54	31.2—34.2	28.5—31.4	6.5—7.7	17.5—20.1	5.5—8.4	3.5—4.2	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 1 мкм, расстояние между ними 1—1.3 мкм, поверхность морщинистая. Морщинки очень короткие, неглубокие, равномерно распределяются по поверхности зерна, плотно прилегают друг к другу, гранулы очень мелкие, редкие
Artemisia leontopodioides Fisch. ex Bess. Курильские острова	—	27.3—30.1	25.5—28.7	5.8—6.7	14.7—15.7	7.3—9.3	3.7—4.2	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.7 мкм, высота 0.5 мкм. На общем виде зерна скульптура выглядит мелкобугорчатой. Поверхность между шипами морщинистая, морщинки короткие, толстые
Artemisia lagopus Fisch. ex Bess. Магаданская обл., Ольский р-н, пос. Нюкля. 12 IX 1972. А. Коробков	2n = 18	25.5—28.3	23.5—28.3	3.4—4.7	15.5—17.3	7.8—8.1	3.1—3.5	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.8 мкм, расстояние между ними около 1 мкм, поверхность шероховатая
Artemisia triniana Bess. Красноярский край, о-в Большой Бегичев, верховья р. Михайловки. 21 VIII 1973. Н. Матвеева	2n = 18	29.1—32.0	22.6—28.8	5.9—7.0	20.7—21.0	5.2—6.0	3.8—5.0	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 1 мкм, расстояние между ними 1 мкм, поверхность морщинистая

Продолжение таблицы

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Artemisia cuspidata Krasch. Западное побережье оз. Байкал, близ переправы на о-в Ольхон, Степные каменистые склоны. 1 IX 1995. А. Коробков	2n = 54	27.6—29.1	25.8—29.9	4.5—6.0	18.2—20.4	4.5—5.9	4.5—4.8	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.6 мкм, высота 0.5 мкм. Гранулы диаметром не более 0.1 мкм, плотно прилегают друг к другу
Artemisia schmidtiana Maxim. Южный Сахалин, посажена в филиале Академии. VIII 1948. М. Попов	2n = 18	25.4—29.2	26.8—28.9	5.7—5.9	18.6—19.5	7.8—9.0	3.3—3.5	Гранулярно-шиповатая. На малых увеличениях поверхность зерна выглядит бугорчатой. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы диаметром около 0.1 мкм
Artemisia aschurbajevii C. Winkl. Джунгарский Алатау. Бассейн р. Кок-су. 18 VIII 1948. В. Голосков	2n = 36	28.7—33.2	29.5—33.4	5.4—7.1	18.5—20.5	7.0—10.8	3.6—4.5	Гранулярно-шиповатая. На малых увеличениях поверхность зерна выглядит бугорчатой, на одном бугорке от 1 до 3 шипов. Диаметр основания шипов 0.8 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы очень мелкие
Artemisia lagocephala (Bess.) DC. Северо-Восточная Якутия, окрестности пос. Индигирский, устье р. Неры. 18 VIII 1975. А. Тихонова	2n = 54	27.6—29.3	27.9—31.8	6.9—7.6	17.4—19.8	10.3—12.8	4.6—5.3	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1—1.2 мкм, высота 0.5—1 мкм. Гранулы диаметром менее 0.1 мкм
Artemisia obtusiloba Ledeb. Семипалатинская обл., Северное Прибалхашье, окрестности г. Тюлькула. 4 VIII 1955. В. Грубов	—	24.1—26.6	25.0—27.6	3.5—5.6	16.5—17.9	5.5—7.0	4.0—5.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.5 мкм. Расстояние между ними 0.5—0.8 мкм. Гранулы диаметром не более 0.1 мкм
Artemisia subviscosa Turcz. ex Bess. Бурятская АССР, Баргузинский р-н, окрестности с. Флюн. 12 VIII 1988. И. Краснобаров	2n = 54	29.2—32.4	32.7—33.9	6.0—8.0	19.0—20.8	8.0—9.8	4.4—5.2	Гранулярно-шиповатая. На малых увеличениях поверхность зерна выглядит мелкобугорчатой. Диаметр основания шипов 0.6 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 0.5 мкм. Гранулы очень мелкие

Artemisia altainensis Krasch. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н. 22 IX 1999. А. Коробков	2n = 54	26.5—29.3	26.7—30.9	6.0—7.2	17.7—19.4	7.6—11.1	4.7—5.3	Шиповатая. На малых увеличениях поверхность зерна выглядит мелкобугорчатой. Диаметр основания шипа 1 мкм. высота 0.5 мкм, поверхность между ними морщинистая
Artemisia samoiedorum Pamp. Красноярский край, пос. Дудинка. 4 VIII 1914. Н. Кузнецов	—	22.5—25.8	20.0—23,9	4.0—4.5	14.6—15.4	5.0—6.3	2.5—2.7	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.8 мкм, высота 0.5 мкм. Расстояние между ними 1 мкм. Гранулы редкие, мелкие более или менее округлые, у основания шипов радиальные ребрышки
Artemisia jacutica Drob. Окрестности г. Якутска, с. Покровское. 80 верст выше Якутска. 17 VII 1902. А. Лисев	2n = 18	22.1—23.8	23.6—26.4	4.5—6.3	14.0—16.0	4.5—7.2	2.8—3.9	Шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.5 мкм. Поверхность между шипами с мелкими складочками. Расстояние между шипами 0.5—0.7 мкм
Artemisia caespitosa Ledeb. Монголия. Гоби. Каменистый склон горы. 1 IX 1924. Н. Павлов	2n = 18	22.3—25.5	21.4—24.2	4.3—6.1	14.1—16.0	4.0—8.9	3.1—4.4	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.8 мкм, высота 0.5 мкм. Расстояние между ними 0.4—0.5 мкм. Поверхность между шипами мелкобугорчатая
Секция *Artanacetum* (Rzazade) Poljak.								
Artemisia incana (L.) Druce Грузинская ССР, окрестности г. Тбилиси, берег р. Табаханы. 6 IX 1967. Ю. Меницкий	2n = 16	23.1—28.3	19.2—25.1	4.9—6.0	14.3—15.7	6.2—9.4	3.5—4.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.3 мкм. Расстояние между шипами около 1 мкм. Гранулы мелкие, округлой или округлоугловатой формы
Подрод *Dracunculus* (Bess.) Peterm. Секция *Dracunculus*								
Artemisia dracunculiformis Krasch. Якутия. Между реками Леной и Оленьком, в низовьях. 21 VIII 1875. Czekanowski	—	27.3—29.0	26.1—28.6	4.4—5.3	15.8—18.0	8.3—10.0	3.6—4.2	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.8 мкм, высота 0.5 мкм. Расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, более или менее округлые, у основания шипов мелкие радиальные ребрышки

Продолжение таблицы

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Секция *Campestres* Korobkov								
Artemisia bargusincusis Spreng. Амурская обл., бассейн р. Зеи, верховья р. Гилюя, под гольцом Атычан. 27 VIII 1933. Я. Васильев	2n = 36	22.2—28.0	22.2—28.0	4.1—6.7	13.7—17.3	6.4—8.5	2.7—3.2	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.8 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Поверхность между шипами морщинистая
Artemisia henriettae Krasch. Новосибирские острова, Архипелаг де-Лонга, о-в Генриетты, южный берег. 4 VIII 1938. А. Леонов	—	27.4—30.2	25.7—28.2	4.1—6.8	16.2—18.9	5.3—10.7	2.9—4.0	Шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 05. мкм, расстояние между ними около 1 мкм, поверхность мелкобугорчатая, бугорки диаметром около 0.16 мкм плотно прилегают друг к другу
Artemisia limosa Koidz. Дальний Восток, о-в Сахалин, вулкан Магунтан. 21 IX 2000. Ю. Смирнов	2n = 18	22.2—23.7	19.7—22.5	5.1—6.5	13.4—14.5	5.9—8.0	3.0—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.8 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, более или мене округлые
Секция *Psammophilae* (Krasch.) Darijma								
Artemisia kelleri Krasch. Туркестан. Закаспийская обл. Красноводский уезд, близ ж.-д. ст. Ахча-Куйма. 16 IX 1913. К. Андрющенко	—	23.9—25.7	23.8—24.4	4.8—7.0	13.3—15.6	3.9—6.3	3.7—4.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, более или менее округлые, редкие
Artemisia trautvetteriana Bess. Одесская область, окрестности с. Лебедевка. 22 VIII 1961. Г. Шабанова	—	23.2—27.0	22.5—27.0	4.1—5.0	15.5—16.3	3.9—6.3	3.0—3.9	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.6 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 0.5 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные
Artemisia quinqueloba Trautv. Актюбинская губерния, Челкарский уезд, 17 VIII 1927. М. Смирнов	2n = 36	22.6—25.9	22.2—26.3	3.5—5.5	14.6—16.7	4.6—7.7	3.5—4.3	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы достаточно крупные, более или менее округлые, 0.1—0.2 мкм в диам.

Artemisia albicerata Krasch. Семиреченская обл., р. Лепса. 25 VIII 1843	2n = 36	25.7—28.8	23.8—29.2	4.7—4.9	16.2—17.4	16.2—17.4	4.4—4.7	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.7 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы достаточно крупные, около 0.3 мкм в диам., многочисленные, некоторые из них сливаются
Artemisia saposhnikovii Krasch. ex Poljak. Киргизия. Центр. Тянь-Шань. Хр. Иныльчек, долина р. Иныльчек. 29 VII 1979. Г. Ладыгина	2n = 36	26.8—29.1	25.3—28.2	4.2—5.3	16.5—18.8	4.5—6.4	3.4—4.1	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы относительно крупные, около 0.1 мкм в диам., многочисленные
Artemisia lipskyi Poljak. Ср. Азия, Бухара. 16 VIII 1896. В. Липский	—	20.0—23.3	18.2—22.9	4.0—5.5	12.9—14.3	4.3—5.9	2.9—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.8 мкм, расстояние между ними 1—2.0 мкм. Гранулы достаточно крупные, более или менее округлые, 0.3—0.4 мкм в диам., многочисленные
Artemisia kuschakewiczii C. Winkl. Памир. Р. Акбайтал, близ устья р. Чечекты. 30 VIII 1963. С. Иконников	—	22.1—23.8	23.6—26.4	4.5—6.3	13.6—16.0	4.5—7.2	3.4—3.9	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.8—0.9 мкм, высота 0.5 мкм, поверхность между ними морщинистая. Дополнительно на поверхности зерна, на шипиках и между ними наблюдается неравномерно расположенные округлые или округло-угловатые образования диаметром около 0.3 мкм, которые сливаются в небольшие группы по 2—6 единиц
Artemisia ledebouriana Bess. Забайкальская обл., оз. Байкал, ст. Боярка. 7 VIII 1915. Г. Поплавская	2n = 36	26.9—28.1	23.4—27.6	3.9—5.2	14.8—18.3	6.7—7.2	3.3—4.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 1 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, более или менее округлые
Секция *Salsoloides* Leonova								
Artemisia salsoloides Willd. Самарская губерния, Бугурусланский р-н, окр. с. Микушкина. 1 VII 1926. Е. Исполатов	2n = 18	25.5—27.4	21.4—25.0	3.9—5.9	15.5—17.9	5.0—7.3	3.0—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 1 мкм. Расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие

Продолжение таблицы

Исследованные образцы	Число хромо-сом	Полярная ось, мкм	Экватори-альный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезоколь-пиума, мкм	Диаметр апоколь-пиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Секция *Latilobus* Y. R. Ling								
Artemisia pannosa Krasch. Приморский край, Ольгинский р-н, п-ов Блузек. 1 VIII 1996. Н. Медведева	2n = 36	23.7—28.6	20.9—27.0	4.0—4.5	13.8—17.1	5.3—5.5	4.0—5.0	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.6 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм, поверхность морщинистая
Подрод *Tridentate* (Ridberg) McArthur								
Artemisia bigelovii A. Gray USA. 7 IX 1985. B. Franklin	2n = 36	25.7—30.0	26.0—29.0	6.2—7.0	17.5—20.3	6.8—10.0	3.6—4.2	Неяснозвездчато-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.8 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм, поверхность неясноморщинистая с редкими гранулами
Подрод *Seriphidium* (Bess.) Peterm.								
Секция *Junceum* Poljak.								
Artemisia deserti Krasch. Закаспийская обл., Красноводский уезд, близ ж.-д. ст. Казанджик. 9 X 1910. Н. Анашкин	2n = 18	21.8—25.3	22.2—25.1	4.8—6.3	13.9—15.4	5.9—7.1	3.5—3.7	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.8 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.5 мкм. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый, гранулы мелкие
Artemisia leucodes Schrenk. Сырдарьинская обл., Чимкентский уезд у ст. Арысь. 16 VIII 1916. Д. Коржинский	2n = 18	23.0—25.6	21.8—25.7	4.3—7.0	15.3—16.8	4.2—7.0	2.2—2.9	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок поверхности едва заметен
Artemisia dubjanskyana Krasch. ex Poljak. Киргизия, Алайская долина. 6 IX 1929. Е. Коровин	2n = 36	22.0—24.0	21.9—24.6	4.0—5.5	14.5—17.3	3.8—7.2	3.3—3.6	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.3 мкм. Гранулы очень мелкие, редкие. Звездчатый рисунок поверхности отчетливый

Artemisia korovinii Poljak. Таджикистан, Северный Памир, долина р. Тохта-Коруш. 1 VIII 1958. Е. Толмачева	—	16.5—20.2	18.3—20.5	3.7—4.3	11.7—14.3	5.1—7.6	2.6—2.9	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними около 1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый
Artemisia ferganensis Krasch. ex Poljak. Ферганская обл., Наманганский уезд, кишлак Сангистан. 14 X 1910. Б. Федченко	2n = 36	22.3—26.9	20.0—24.6	4.3—4.9	13.0—14.9	4.7—6.5	2.9—3.1	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.8 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы очень мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок поверхности едва намечен
Artemisia serotina Bunge Южный Казахстан, Причуйские Муюн-Кумы. 25 IX 1930. Ф. Запрягаев	—	18.5—23.0	18.9—22.8	3.9—5.2	12.6—14.1	4.9—7.7	2.5—2.9	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, немногочисленные. Звездчатый рисунок едва заметен
Artemisia kochiiformis Krasch. et Lincz. ex Poljak. Южный Таджикистан, вершина хр. Табаючи. 28 XI 1937. М. Пряхин	—	18.7—23.0	18.7—21.7	4.8—5.2	13.9—15.5	2.3—3.3	3.0—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок неотчетливый, едва заметен
Artemisia sogdiana Bunge Узбекистан, бассейн р. Зеравшан. 29 X 1982. Н. Филатова	—	18.3—23.8	17.5—25.1	3.5—5.9	11.0—14.2	3.0—5.6	3.2—3.5	Звездчато-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, редкие
Artemisia stenocephala Krasch. ex Poljak. Таджикистан, Ферганская обл., 10 X 1910. Б. Федченко	—	24.0—29.1	22.0—25.5	4.9—5.6	15.2—16.6	6.3—7.0	3.2—4.1	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок отчетливый
Секция *Leucophyton* Filat.								
Artemisia turanica Krasch. Таджикистан, Зеравшанская обл., р. Ягноб, между Будиф и Новобау. 17 IX 1931. С. Никитин	2n = 18	18.0—23.6	17.6—21.6	3.5—4.9	11.7—14.3	3.5—6.0	2.7—3.2	Мелкобугорчато-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок неотчетливый

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Artemisia kemrudica Krasch. Мангышлак. 28 X 1944. Л. Родин	—	24.2—25.0	22.1—24.5	4.9—5.8	13.6—15.6	6.8—8.9	2.8—3.4	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок отчетливый
Artemisia scotina Nevski Южный Таджикистан, долина р. Кафирниган, урочище Карагада. 27 X 1947. Г. Непли	—	20.4—22.8	22.8—24.6	4.8—6.5	14.5—16.0	2.8—4.3	3.4—3.6	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы очень мелкие. Звездчатый рисунок неотчетливый
Секция *Sclerophyllum* Filat.								
Artemisia prolixa Krasch. ex Poljak. Киргизия, Алайский хребет, окрестности пос. Исканаукат. 14 IX 1982. Н. Филатова	—	16.5—19.9	18.9—20.6	3.6—4.4	12.1—14.0	5.4—7.6	2.8—3.3	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, немногочисленные. Звездчатый рисунок поверхности более или мнее отчетливый
Artemisia lessingiana Bess. Оренбургская обл., Соль-Илецкий район, склон горы «Мертвые соли». 24 IX 1997. А. Коробков	—	22.4—25.0	22.2—25.2	4.7—5.3	14.8—16.6	6.9—10.6	2.5—3.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.6 мкм, высота 0.5 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы очень мелкие, многочисленные
Artemisia aralensis Krasch. Казахстан, Актюбинская губ., Челкарский уезд. 18 IX 1927. М. Спиридонов	2n = 36	21.5—24.8	20.3—25.5	4.1—6.5	14.3—15.1	4.4—6.7	2.8—3.5	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы очень мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок поверхности более или менее отчетливый
Artemisia sublessingiana (B. Keller) Krasch. Алтайский край, Локтевский р-н, шоссе Староалтайск-Горняк. 2 X 1999. А. Коробков	2n = 18	18.7—19.8	19.3—21.7	4.2—5.2	12.1—13.9	6.5—8.0	2.4—3.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм. Гранулы мелкие

Artemisia transiliensis Poljak. Казахстан, Заилийский Алатау, Кегенский перевал. 13 IX 1952. П. Поляков	2n = 18	17.8—19.5	18.9—20.7	3.0—4.9	10.2—13.3	3.4—7.9	2.7—3.3	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1.3 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок поверхности едва намечен
Artemisia tenuisecta Nevski Западный Памиро-Алай. Южный склон горы Чаквыл-налян ниже перевала Сафача. 15 X 1938. Н. Гончаров	2n = 18	22.2—26.0	20.0—24.4	4.0—5.2	13.6—14.5	3.4—7.9	3.0—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.5 мкм. Гранулы мелкие
Artemisia kaschgarica Krasch. Казахстан, Лепсинский уезд, близ пос. Коктюмэ. 8 X 1928. С. Липшиц	—	21.8—25.2	21.8—23.1	4.0—4.7	14.1—15.6	3.5—6.1	3.0—3.1	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, немногочисленные. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый, едва намечен
Artemisia fedtschenkoana Krasch. Киргизия, оз. Иссык-Куль, устье р. Ак-терек. 11 IX 1930. С. Юзепчук	—	18.6—21.7	18.8—21.2	3.1—4.6	10.8—13.7	3.7—6.1	2.7—3.0	Звездчато-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы редкие, мелкие. Звездчатый рисунок поверхности хорошо выражен
Artemisia cina Berg. ex Poljak. Южный Казахстан, опытное поле ВИЛАР. 1 IX 1957. Ю. Соколов	2n = 18	17.7—21.7	17.6—20.0	2.6—4.3	10.2—13.4	1.7—3.9	2.5—3.0	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, редкие. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый
Artemisia ciniformis Krasch. et M. Pop. ex Poljak. Копет-Даг, ущелье Ай-Дерн. 8 X 1928. Н. Андросов	2n = 18	17.4—20.7	19.1—22.6	4.1—5.3	12.7—14.5	0—5.3	2.6—3.1	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок поверхности отчетливый
Artemisia glanduligera Krasch. ex Poljak. Таджикистан, окрестности г. Микоянобада, горы Ходжа-Карпан, каменистые склоны, 6 XI 1937. М. Ильин	—	22.0—25.1	21.5—23.7	5.4—6.0	12.8—14.7	2.6—5.0	3.7—4.0	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3—0.5 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Artemisia valida Krasch. ex Poljak. Южный Казахстан, около ст. Арыев Ташкентской железной дороги. 24 IX 1955. Ю. Соколов	—	22.6—25.5	21.7—24.2	4.0—5.5	13.2—16.5	3.8—5.2	2.9—3.3	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.5 мкм. Расстояние между ними 1.1—1.3 мкм. Гранулы мелкие, редкие. Звездчатый рисунок отчетливый
Artemisia namanganica Poljak. Туркестан (Узбекистан), близ ж.-д. станции Урсатоевская. 27 IX 1921. Н. Андросов	—	19.6—24.0	20.0—23.6	3.6—6.0	13.3—14.8	3.6—7.7	2.5—2.9	Шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм, поверхность шероховатая. Звездчатый рисунок неотчетливый
Artemisia balchanorum Krasch. Туркестан, Закаспийская обл., Красноводский уезд, у ж.-д. ст. Джейнь. 14 X 1912. К. Андрющенко	—	18.1—21.7	19.2—21.4	4.0—5.0	13.0—14.0	5.8—8.0	3.0—3.5	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.5 мкм. Звездчатый рисунок отчетливый, гранулы очень мелкие
Artemisia turcomanica Gandg. Туркмения, Кюрендаг, урочище Джекирдекли. 22 IX 1982. Д. Курбатов.	—	18.5—23.0	18.4—20.0	3.9—4.7	11.7—13.7	5.0—5.5	3.0—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок неотчетливый, едва намечен
Artemisia prasina Krasch. ex Poljak. Узбекистан, Кашкадарьинская обл., между кишлаком Акрабат и пос. Дехканабад. 17 X 1970. Б. Боченцев	—	20.3—23.7	22.2—23.5	3.9—4.9	13.9—15.6	3.9—8.0	2.8—3.5	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок неотчетливый
Artemisia vachanica Krasch. ex Poljak. Туркестан, Шугналь, около Мазарь. 24 X 1882. А. Регель	2n = 36	21.3—26.1	21.8—26.3	3.9—4.3	14.2—16.4	3.3—6.4	3.1—3.9	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания гипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок выражен плохо

Artemisia baldshuanica Krasch. et Zapr. Узбекистан, хр. Кугутанг, около пос. Кугутанг. 4 X 1982. Н. Филатова	2n = 36	20.9—23.7	19.1—21.1	3.3—5.0	12.7—14.3	3.2—5.3	3.0—3.6	Звездчато-гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними около 1 мкм. Звездчатый рисунок достаточно отчетливый, гранулы очень мелкие, редкие
Секция *Halophilum* Filat.								
Artemisia szowitziana (Bess.) Grossh. Азербайджан, провинция Гунджа, Агдамский р-н. 14 X 1927. А. Гроссгейм	—	23.1—25.7	23.8—26.3	5.0—6.4	15.3—17.0	4.8—6.9	3.3—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между шипами 1 мкм. Гранулы очень мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок поверхности едва намечен
Artemisia taurica Willd. Калмыкия, дорога на Ергени. 9 X 2000. А. Коробков	2n = 18	18.5—20.2	18.7—20.0	3.0—3.5	11.7—12.7	4.4—5.8	2.7—3.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм. расстояние между ними 0.4—0.5 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные
Artemisia lercheana Web. ex Stechm. Волгоградская обл., Песчаная балка. 10 X 2000. А. Коробков	2n = 36	20.4—22.0	20.6—22.4	4.7—5.5	12.8—15.6	4.7—8.2	3.0—3.6	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1— 1.4 мкм Гранулы очень мелкие
Artemisia scopiformis Ledeb. Казахстан, Акмолинская обл., 20 км к югу от оз. Мельдекуль. 11 IX 1927. М. Спиридонов	—	18.6—21.4	18.6—21.4	4.1—4.8	12.0—13.3	3.0—5.7	2.5—2.8	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1.1—1.3 мкм. Гранулы очень мелкие, немногочисленные. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый
Artemisia halophila Krasch. Казахстан, Адаевский уезд, п-ов Бузачи Каратад в районе родника Торыш. 25 IX 1926. М. Спиридонов	2n = 18	20.0—22.9	19.5—23.5	3.7—4.7	12.5—14.7	5.7—10.0	2.5—3.5	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, многочисленные. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый
Artemisia pauciflora Web. Калмыкия, окрестности пос. Сарпа. 9 X 2000. А. Коробков	2n = 18	19.1—20.4	19.1—21.9	4.4—6.9	13.6—14.9	6.2—9.5	2,5—2.8	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.8 мкм, расстояние между ними 1—1.1 мкм. Гранулы мелкие, около 0.1 мкм в диам., многочисленные

Продолжение таблицы

Исследованные образцы	Число хромосом	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина борозд, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Диаметр апокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Особенности скульптуры (СЭМ)
Artemisia camelorum Krasch. Тургайская обл., Первая Наурзумская волость, оз. Чушка-Куль. 9 VIII 1909. С. Кучеровская	2n = 18	17.2—18.9	17.1—18.8	2.7—4.0	8.8—12.1	2.5—5.9	2.3—2.7	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1—1.5 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок поверхности неотчетливый, едва намечен
Artemisia kopetdaghensis Krasch. ex Poljak. Туркмения, Копет-Даг, близ Кара-Кала. 1 XI 1928. Н. Андросов	2n = 18	19.4—23.0	19.0—21.9	3.8—5.6	13.1—15.4	6.1—8.1	2.2—2.9	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов и высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Гранулы мелкие. Звездчатый рисунок неотчетливый, едва намечен
Artemisia badhysi Krasch. et Lincz. ex Poljak. Туркестан, Закаспийская обл., около ж.-д. ст. Узунь-Су. 19 X 1915. Н. Андросов	—	21.0—23.6	19.7—22.0	3.6—5.4	12.9—15.5	2.9—5.1	2.9—3.4	Звездчато-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3 мкм, расстояние между ними 1 мкм. Звездчатый рисунок выражен очень хорошо, гранулы очень мелкие, единичные
Artemisia spicigera C. Koch Армения, Азизбековский р-н, ущелье р. Арпа. В. Ханджян	—	17.7—21.3	18.8—20.9	3.9—4.0	11.3—13.4	4.8—7.5	2.8—3.0	Гранулярно-шиповатая. Диаметр основания шипов 0.3—0.5 мкм, высота 0.3—0.5 мкм, расстояние между ними 1—1.3 мкм. Гранулы достаточно крупные, около 0.15 мкм в диам., округлые или слегка вытянутые. Звездчатый рисунок выражен плохо, едва намечен
Секция *Pycnanthus* Filat.								
Artemisia knorringiana Krasch. Киргизия, Заалайский хребет, долина р. Бардобо. 3 VIII 1976. С. Иконников	—	20.0—22.3	20.0—23.4	3.6—5.6	13.3—14.5	4.2—5.6	3.0—3.4	Шиповатая. Диаметр основания шипов 0.5—0.8 мкм, высота 0.5 мкм. Гранулы очень мелкие, редкие. Звездчатый рисунок поверхности едва намечен

по сравнению с близкородственными полиплоидами (Ehrendorfer, 1964; Коробков, 1981).

Апертуры сложные, бороздно-оровые. В одном образце встречаются пыльцевые зерна с разным количеством апертур — от одной опоясывающей борозды до 4. Однако всегда преобладают 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна. Борозды отчетливые, широкие, суженные к полюсам, с ровными краями и заостренными концами. Оры плохо заметные или более или менее отчетливые: округлые, эллипсоидальные, или неправильной формы, с неровными краями. Форма ор у одного и того же растения нестабильна. Края борозд в области ор у некоторых пыльцевых зерен одного и того же образца иногда смыкаются.

Исследование с помощью СЭМ позволило выявить дополнительные детали строения апертур. Борозды погруженные, имеют своеобразное строение. В борозде отчетливо видны два уровня. От мезокольпиумов склоны борозд выглядят пологими, с едва заметной бугристостью, а в центре борозда резко углубляется, мембрана становится мелкозернистой. Поскольку у полюсов второй уровень очень узкий, щелевидный, создается впечатление, что глубина борозд у полюсов значительно меньше, чем на экваторе. За счет такого строения при светооптическом исследовании борозда выглядит «окаймленной». В средней части борозды ее края могут разрастаться и частично или полностью закрывать ору. Этот признак не является постоянным.

У пыльцевых зерен всех исследованных видов мезокольпиум эллиптический.

Экзина толстая, тектатно-колумеллятная. Толщина экзины у большинства видов в подродах *Artemisia* и *Dracunculus* достигает 3—4 мкм, а у пыльцевых зерен октоплодной *A. furcata* — 5.9 мкм. У большинства представителей подрода *Seriphidium* толщина экзины может достигать 3.5 мкм, иногда, например, у *A. glanduligera, A. stenocephala* — 4 мкм.

Светооптический микроскоп позволяет рассмотреть толстый тектум, а также длинные, более или менее ровные, нетолстые, широко расставленные колумеллы и хорошо развитый подстилающий слой. На сколах оболочки при исследовании в СЭМ отчетливо видно, что толщина подстилающего слоя заметно меньше толщины тектума, при этом отдельные колумеллы в верхней части раздваиваются. Тектум имеет сложную «губчатую» структуру (табл. I, *4*). На ультратонких срезах, исследованных с помощью ТЭМ, кроме уже перечисленных тектума, колумелл и подстилающего слоя, образующих наружную часть экзины, выявляется внутренний слой экзины — эндэкзина. Эндэкзина у пыльцы *Artemisia,* как и у других представителей сем. *Asteraceae,* хорошо развита, что нечасто встречается у покрытосеменных растений (Косенко, 2006). Эндэкзина отличается от вышележащих слоев (табл. I, *1—3*) большей электронной плотностью. Она достаточно толстая, в межапетрурных участках ее толщина немного меньше толщины подстилающего слоя. В области апертур эндэкзина значительно утолщается за счет расслоения образующих ее ламелл, которые на мезокольпиумах плотно прилегают друг к другу. Кроме того, в области апертуры появляются крупные глобулярные элементы одинаковой с ламеллами электронной плотностью, что позволяет считать их наряду с ламеллами компонентами эндэкзины (табл. I, *1—3*).

Для пыльцы видов сем. *Asteraceae* характерно сложное строение тектума, который состоит из многочисленных тонких столбиков, или стерженьков. Чаще всего на срезах тектум имеет вид нерегулярной мелко ячеистой сетки в своей нижней части и одного наружного ряда тонких коротких ровных столбиков. Вверху эти столбики сливаются и образуют очень тонкий сплошной слой — собственно тектум, или покров с мелкими более или менее однородными шипами. Встает вопрос, что же считать собственно покровом, или тектумом. В литературе нет единого мнения по этому вопросу. J. Rowley, A. Dahl (1977), детально изучив на ультратонких срезах онтогенез оболочки пыльцы *Artemisia vulgaris* L., называют тектумом весь мощный слой, лежащий над большими столбиками (колумеллами). Некоторые авторы при описании спородермы сложноцветных говорят о двух рядах столбиков (внутреннем и наружном), а тектумом считают только самый наружный тонкий гомогенный слой с шипами (Куприянова, Алешина, 1972; Косенко, Полевова, 2005).

Скульптура при помощи светового микроскопа плохо различима, у представителей подродов *Artemisia* и *Dracunculus* лишь по краю зерен видны небольшие шипы, а у видов из подрода *Seriphidium* скульптурные элементы не просматриваются и поверхность выглядит гладкой. При этом у многих видов отчетливо видна сетчатая текстура, обусловленная расположением колумелл под тектумом.

При исследовании в СЭМ у всех изученных видов выявляется шиповатый тип скульптуры. Шипы мелкие, конические, от 0.5 до1 мкм выс., равномерно распределены по поверхности пыльцевого зерна. Пыльца разных видов отличается размерами, плотностью распределения шипов и характером поверхности между ними. Можно выделить несколько вариантов скульптуры: бугорчато-шиповатая, гранулярно-шиповатая, морщинисто-шиповатая, звездчато-шиповатая.

1) Бугорчато-шиповатая скульптура характерна для пыльцы представителей подродов *Artemisia* (табл.II, *1—3*) и *Dracunculus* (табл. IV, *1—3*). Поверхность пыльцевого зерна покрыта небольшими плотно прилегающими друг к другу бугорками с небольшим шипом в центре.

Некоторые авторы описывают такую скульптуру как мелкобугорчатую (Куприянова, Алешина, 1972; Мейер-Меликян и др., 2004). На небольших увеличениях поверхность действительно выглядит бугорчатой, однако в профиль скульптурные элементы выглядят, как конические шипы с очень широким основанием. Скорее всего, мы наблюдаем переходный тип скульптуры от бугорчатой к шиповатой. Следует отметить, что такой характер шипов характерен для всех представителей рода. При уменьшении размеров «бугорков» они все больше и больше начинают походить на обычные шипы. Поэтому, говоря о гранулярно-шиповатой, морщинисто-шиповатой, звездчато-шиповатой скульптуре мы допускаем определенную неточность, упрощая сложные определения. Фактически следовало бы говорить о гранулярно-, морщинисто- и звездчато-мелкобугорчатошиповатой скульптуре.

2) Гранулярно-шиповатая скульптура характерна для пыльцы всех изученных 3 подродов (табл. II, *3*, *7*; табл. IV). Характеризуется наличием небольших, неравномерно распределенных по поверхности пыльцевого зерна гранул. Виды, имеющие пыльцу такого рода, отличаются размерами шипов и густотой гранул. Разновидностью этого варианта скульптуры можно считать бородавчато-шиповатую скульптуру. Однако часто очень трудно отличить гранулы от мелких, более или менее округлых бородавок.

3) Морщинисто-шиповатая скульптура характеризуется тем, что поверхность между шипами морщинистая. Морщинки короткие, тонкие и степень их выраженности различна у разных видов. Иногда они переплетаются и образуют нерегулярную густую сетку, с очень маленькими ячеями, как, например, у *A. flava* (табл. III, *6*).

4) Звездчато-шиповатая скульптура характеризуется наличием мелких радиальных ребрышек, идущих по шипу и переходящих на пространства между шипами. За счет этих ребрышек создается своеобразный звездчатый узор. В пределах этого варианта скульптуры можно различить несколько разновидностей.

Прежде всего, это скульптура оболочки пыльцевых зерен у *A. norvegiea*, которая характеризуется крупными, около 1 мкм выс. коническими шипами, с широким (1—1.2 мкм) основанием и достаточно крупными ребрышками, идущими от вершины к основанию шипа. При этом ребрышки не переходят на поверхность между шипами, которая в свою очередь имеет неясно мелкобугорчатый узор (табл. II, *4,5*).

Во вторых, это большая группа видов из подрода *Seriphidium,* поверхность пыльцевых зерен которых характеризуется очень мелкими шипиками высотой 0.3—0.5 мкм. По ним идут многочисленные мелкие ребрышки, заходящие на поверхность между шипами и переплетающиеся там между собой. Степень выраженности звездчатого узора на поверхности пыльцевого зерна у разных видов неодинакова (табл. V, *8*).

В соответствии с поставленными в данном исследовании задачами мы проанализировали с палинологической точки зрения виды по основным подразделениям рода, принятыми во «Флоре СССР» (1961).

Подрод *Artemisia* (секции *Artemisia, Abrotanum, Absinhium, Artanacetum*). Изучено 26 видов.

Пыльцевые зерна у большинства видов средних размеров, с максимальной осью более 25 мкм, но менее 30 мкм. Встречаются отдельные виды с мелкой пыльцой. Так, самые мелкие пыльцевые зерна в этом подроде у *A. hololeuca* (полярная ось 19.9—24.1 мкм, экваториальный диаметр 20.0—23.2 мкм). Самые крупные зерна не только в этом подроде, но во всем роде у октоплоидной *A. furcata* (полярная ось 36.4—40.1 мкм, экваториальный диаметр 34.0—37.8 мкм). У *A. globularia*, тетраплоидной *A. furcata*, *A. aschurbajevii, A. subviscosa* пыльца также довольно крупная (максимальная ось около 30 мкм).

По скульптуре поверхности пыльцевых зерен подрод *Artemisia* неоднороден. Можно выделить несколько вариантов скульптур: звездчато-шиповатую, бугорчато-шиповатую, гранулярно-шиповатую, гранулярно-морщинистую,

Звездчато-шиповатая характерна только для одного вида *A. norvegica* (табл. II, *4*). Бугорчато-шиповатая обнаружена у *A. punctigera,* а гранулярно-шиповатая встречается у многих видов в 4 секциях этого подрода. В пределах этой группы виды отличаются размерами и формой шипов, плотностью их распределения по поверхности мезокольпиума зерна, размерами и характером гранул. У ряда видов обнаружены скорее не гранулы, а бородавки или очень мелкие бугорки. Выявленные различия позволяют описать разные варианты шиповато-гранулярной скульптуры.

Вариант *opulenta* (табл. III, *3*). Шипы ширококонические, не очень крупные, похожи на бугорки, достаточно плотно прилегают друг к другу. На общем виде зерна скульптура кажется мелкобугорчатой. Между шипами находятся гранулы — крупные у *A. opulenta* и мелкие у *A. ussuriensis*. Оба вида являются представителями секции *Artemisia*.

Вариант *schmidtiana* (табл. II, *3*). Шипы крупные, располагаются на небольшом расстоянии друг от друга. Поверхность выглядит крупнобугорчатой. Между шипами нет отчетливых гранул, но видна шероховатость, как будто гранулы погружены, «замаскированы». Встречается у представителей секции *Absinthium*.

Разновидность *persica* (табл. II, *7*). Шипы узкоконические, нетипичные в целом для рода *Artemisia,* расположены на значительном расстоянии друг от друга. Основание шипа значительно у́же его высоты. Между шипами имеются мелкие бугорочки (или гранулы), которые часто сливаются друг с другом и образуют своеобразную шероховатость. Встречается только у одного вида *A. persica*. Вопрос о том, в какую секцию (*Absinthium* или *Abrotanum*) включать этот вид, до настоящего времени остается дискуссионным.

Шиповато-морщинистая скульптура выявлена у 6 изученных видов. По характеру переплетения морщинок, их числу, длине, толщине можно также выделить несколько вариантов этого типа скульптуры.

Вариант *flava* (табл. III, *6*). Морщинки длинные, тонкие, причудливо переплетаются, образуя сложно переплетенную сеть. Встречается в секции *Abrotanum*.

Вариант *triniana* (табл. III, *5*). Морщинки редкие, длинные, похожи на ребрышки, идут более или менее радиально от середины шипа к его основанию и между соседними шипами. Кроме того, на поверхности между шипами видны мелкие бугорочки. Обнаружен в секции *Absinthium*.

Выделенные по скульптуре экзины группы видов не согласуются с секционным делением этого подрода.

Подрод *Dracunculus*. Исследовано 14 видов.

У большинства видов пыльца средних размеров. Самые мелкие зерна характерны для *A. lipskyi* (п.о. 20.0—23.3 мкм, э.д.18.2—22.9 мкм) и *A. limosa* (п.о. 22.2—23.7 мкм, э.д. 19.7—22.5 мкм). Самые крупные пыльцевые зерна обнаружены у *A. henriettae* (п.о.27.4—30.2 мкм, э.д. 25.7—28.8 мкм), что, вероятно, связано с высоким уровнем плоидии.

Скульптура у изученных видов гранулярно-шиповатая (табл. IV, *3, 6*; V, *3, 4*). Шипы с очень широким основанием и часто напоминают небольшие бугорки с очень острой вершиной. У разных видов их размеры несколько различаются. Размеры гранул и плотность их распределения также не одинаковы у разных видов. У *A. bargusinensis, A. henriettae, A. kuschakewiczii* между шипами наблюдаются образования, представляющие собой промежуточное состояние между гранулами и мелкими бугорками. По характеру поверхности между шипами среди всех изученных видов этого подрода выделяется *A. pannosa,* у которой на поверхности просматривается не очень отчетливая, нерегулярная сеть из переплетенных коротких, тонких палочковидных элементов.

Подрод *Seriphidium*. Исследовано 40 видов.

У представителей этого подрода пыльцевые зерна самые мелкие среди полыней (п.о. 16.5—26.1 мкм, э.д.17.1—26.3 мкм). Исключение составляет *A. stenocephala,* у которой пыльца средних размеров (п.о. 24.0—29.1 мкм, э.д. 22.0—25.5 мкм). Скульптура характеризуется очень мелкими шипами, находящимися на относительно большом расстоянии друг от друга. У исследованных видов обнаружено 3 варианта скульптуры: гранулярно-шиповатый (табл. V, *7*), звездчато-шиповатый (табл. V, *8*) и самый распространенный в подроде промежуточный вариант, когда есть и гранулы, и звездчатый рисунок поверхности.

По палиноморфологическим данным, границы между подродами *Artemisia, Dracunculus* и *Seriphidium* провести сложно, так как многие признаки пыльцы представителей этих подродов перекрываются. Наши данные подтверждают мнение о палиноморфологической однородности подрода *Dracunculus* (Моносзон, 1950). Самым разнообразным по пыльце оказался подрод *Artemisia*. Исследованные виды из подрода *Dracunculus* имеют пыльцу, сходную с пыльцой *A. opulenta* и *A. ussuriensis* (подрод *Artemisia*).

Пыльца *A. bigelovii* из подрода *Tridentate* по характеру скульптуры сходна с пыльцой некоторых представителей подрода *Artemisia*.

Как уже отмечалось, в литературе нет единого мнения о возможности видовых определений полыней по пыльце. Проведенное исследование показало, что выявление видовых различий по морфологии пыльцы крайне затруднено. Это связано, с одной стороны, с общим палиноморфологическим однообразием рода, а с другой — с проявлением неопределенной внутривидовой изменчивости пыльцевых зерен. Большинство признаков, используемых Моносзон (1950) при составлении ключей для определения видов по пыльце (форма пыльцевых зерен и надбороздного выступа, конфигурация ор), не являются стабильными и значительно варьируют у пыльцевых зерен даже в одном образце.

Однако, несмотря на палиноморфологическую однотипность рода, некоторые виды хорошо отличаются по пыльце. Как уже отмечал Praglowski (1971), самобытна пыльца *A. norvegiea,* на поверхности которой имеются крупные шипы с хорошо заметными радиальными ребрышками, идущими от вершины к основанию и придающими всей поверхности в экваториальной части мезокольпиума (особенно при взгляде сверху) звездчатый узор. Узкоконическими шипиками выделяется пыльца *A. persica.* Для пыльцы *A. androsacea* характерно наличие очень мелких, едва заметных перфораций вокруг основания шипов.

На наш взгляд, определенный интерес представляют данные по морфологии пыльцы хромосомных рас *A. furcata* s. l. Пыльца этих двух географических рас различается не только размерами, что можно объяснить различной плоидностью растений, но и характером деталей скульптуры. Так, у чукотской расы *A. furcata* (2n = 36) поверхность между шипами покрыта мелкими плотно прилегающими друг к другу бородавками, а у октоплоидной расы с Аляски (2n = 72) она морщинистая, с короткими тонкими переплетающимися морщинками. Выявленные палиноморфологические данные, на наш взгляд, подтверждают необходимость детального исследования более широкого круга морфологических признаков, в том числе эколого-биологических особенностей растений Аляски, чтобы решить вопрос об их таксономической самостоятельности.

Данные по морфологии пыльцевых зерен подтверждают обоснованность выделения из *Artemisia* небольших самостоятельных родов (Martin et al., 2002). Проведенное нами повторное исследование пыльцы *Elachanthemum intricatum* (*Artemisia intricata* Franch.) (табл. VI, *1—5*) и *Artemisiella stracheyii* (*Artemisia stracheyii* Hook. f. Et Tomson ex C. B. Clarke) (табл. VI, *6—9*) выявило существенные отличия деталей скульптуры пыльцевых зерен этих видов от изученных нами представителей рода *Artemisia.* Палиноморфологические отличия *Elachanthemum intricatum* выявляются только при исследовании в СЭМ. При этом на поверхности экзины между относительно крупными (1 × 1 мкм) ширококоническими шипами видны неравномерно распределенные по поверхности более или менее округлые, достаточно крупные перфорации. Подобный узор оболочки не встречается у других изученных нами видов *Artemisia.* В литературе, посвященной палиноморфологии полыней, также нет сведений о существовании подобной скульптуры. Пыльцевые зерна *Artemisiella stracheyii* отличаются от пыльцы полыней волнистым краем, что хорошо видно в светооптический микроскоп (табл. VI, *6—7*). Следует отметить, что по данным СЭМ, различия мало убедительны, и по характеру скульптуры пыльца этого вида близка представителям подрода *Artemisia* (табл. VI, *8—9*). Каких-либо существенных палиноморфологических отличий *Artemisiastrum palmeri* (*Artemisia palmeri* A. Grey) от других полыней обнаружить не удалось (табл. VI, *10*, *11*). Исследование ультратонких срезов с помощью ТЭМ выявило сходство строения спородермы этих видов с представителями рода *Artemisia* (табл. I).

Выводы

Род *Artemisia* в палиноморфологическом отношении довольно однотипен. Однако видовые различия, касающиеся мелких деталей строения скульптуры экзины, могут быть использованы в систематике в качестве дополнительного диагностического признака для отдельных видов подрода *Artemisia*.

Подрод *Artemisia* характеризуется наибольшим полиморфизмом пыльцевых зерен, что, возможно, указывает на его генетическую неоднородность и вызывает необходимость более полного палинологического исследования всех секций подрода.

Виды подрода *Dracunculus* проявляют незначительную изменчивость скульптурных элементов поверхности пыльцевых зерен и палиноморфологически в большей части сходны с некоторыми видами подрода *Artemisia*.

Подрод *Seriphidium* отличается от других подродов меньшими размерами пыльцевых зерен и однообразной скульптурой экзины с мелкими шипиками, звездчатым узором поверхности между ними и наличием очень мелких гранул.

Полученные новые палиноморфологические данные также указывают на тот факт, что сходные варианты скульптурных элементов экзины объединяют группы видов, которые не совпадают с существующей системой рода *Artemisia*.

Палинологические данные подтверждают обоснованность выделения в ранге самостоятельных монотипных родов *Artemisiella* и *Elachanthemum*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00057).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовская Т. П., Серых Е. А., Амельченко В. П. О секционном делении полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Peterm. // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 237—241.

Коробков А. А. Полыни северо-востока СССР. Л., 1981. 121 с.

Косенко Я. В. Развитие спородермы у представителей семейства *Asteraceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 18 с.

Косенко Я. В., Полевова С. В. Развитие спородермы микроспор и пыльцевых зерен *Centaurea cyanus* L. и *Centaurea jacea* L.: Тр. XI Всерос. палинолог. конф. М., 2005. С. 117—118.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. С. 48—51.

Леонова Т. Г. Новая секция подрода *Dracunculus* (Bess.) Peterm. рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) // Новости систематики высших растений. 1988. Т. 25. С. 143—144.

Мейер-Меликян Н. Р., Бовина И. Ю., Косенко Я. В. и др. Атлас пыльцевых зерен астровых (*Asteraceae*) / Палинология и развитие спородермы представителей семейства *Asteraceae*. М., 2004. 236 с.

Моносзон М. Х. Описание пыльцы видов полыней, произрастающих на территории СССР (для целей пыльцевого анализа) // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1950. Вып. 46. С. 271—360.

Поляков П. П. Род 1550. Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 438—630.

Филатова Н. С. Система полыней подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm. (*Artemisia* L., *Asteraceae*) Евразии и Северной Африки // Новости систематики высших растений. 1986. Т. 23. С. 217—239.

Caramiello R., Siniscalco C., Polini V. Analyses aéropalynologiques et phénologiques d'*Artemisia* // Grana. 1989. Vol. 28. P. 105—113.

Caramiello R., Fossa V. Flora palinologica Italiana: Sched morfopalinologiche S216 *Artemisia borealis* Pallas; S217 *Artemisia campestris* L.; S218 *Artemisia dracunculus* L.; S247 *Artemisia scoparia* W. et K. (*Compositae*) su polline acetolizzato // Allionia. 1994. Vol. 32. P. 27—38.

Caramiello R., Fossa V., Angelillo A. Flora palinologica Italiana: Sched morfopalinologiche S219 *Artemisia arborescens* L.; S225 *Artemisia alba* Turra; S242 *Artemisia cretacea* (Fiori) Pign.; S243 *Artemisia cae-*

rulescens L.; S245 *Artemisia petrosa* (Baumg.) Jan ssp. *eriantha* (Ten.) Giac. et Pign.; S246 *Artemisia pontica* L.; S248 *Artemisia chamaemelifolia* Vill. // Allionia. 1995. Vol. 33. P. 271—294.

Couteaux M., Pons A. La signification écologique du pollen d'*Artemisia* dans les édiments quaternaries. 1 — Le problem. 2 — L'éventualité d'un role d'*Artemisia palustris* // Bull. Soc. Bot. France. Lettres bot. 1987. T. 134. N 3. P. 283—292.

Ehrendorfer F. Notizen zur Cytotaxonomie und Evolution der Gattung *Artemisia* // Österr. Bot. Zeitsch. 1964. Bd 111. Hf 1. S. 84—142.

Erdtman G. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Jiang L., Wang Q., Ye L., Lin Y. Pollen morphology of *Artemisia* L. and its systematic significance // WUJNS (Wuhan University Journal of Natural Sciences). 2005. Vol. 10. N 2. P. 448—454.

Martin J., Torrell M., Korobkov A. A., Valles J. Palynological features as a systematic marker in *Artemisia* L. and related genera (*Asteraceae*, *Anthemideae*)-II: Implication for subtribe *Artemisiinae* delimitation // Plant. Biol. 2002. Vol. 5. P. 85—93.

McArthur E. D., Pope C. L., Freemman D. C. Chromosomal studies of subgenus *Tridentatae* of *Artemisia*: evidens for autopolyploidy // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. P. 589—605.

Praglowski J. The pollen morphology of the scandinavian species of *Artemisia* L. // Pollen et Spores. 1971 (1972). Vol. 13. N 3. P. 381—404.

Rowley J. R., Dahl A. O. Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material // Pollen et Spores. 1977. Vol. 19. N 2. P. 169—284.

Singh G., Joshi R. D. Pollen morphology of some Eurasian species of *Artemisia* // Grana Palynol. 1969. Vol. 9. N 1—3. P. 50—62.

SUMMARY

Pollen morphology of 82 species of the genus *Artemisia*, as well as *Elachanthemum intricatum*, *Artemisiella stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri* has been examined using the light and scanning electron microscope (SEM). The pollen wall ultrastructure of *Artemisia incana*, *Artemisia stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri* was analyzed with transmission electron microscope (TEM). All the species investigated have similar pollen morphology. Pollen grains of *Artemisiella* are 3-colporate. However, there is also a variable proportion of atypical grains: 3-syncolporate, 2-colporate, cycloaperturate, 4-colporate. Pollen of *Artemisia* is subspheroidal or elliptic, small- or medium-sized with microechinate exine. The similarity of morphological features makes limited the value of pollen characters in species determination. However, there are some differences in size, shape of spines and sculpture of pollen grains surface between ornamental processes. The palynological data do not agree with the systems of *Artemisia*. The pollen of the subgenus *Seriphidium* differs from pollen of the subgenera *Artemisia* and *Dracunculus*. It is difficult to use pollen morphology to separate the subgenera *Artemisia* and *Dracunculus*. The palynological data confirm the independence of the genera *Elachanthemum*, *Artemisiella*, *Artemisiastrum*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9

© Т. М. Быченко

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ РЕДКОГО ВИДА ПРИБАЙКАЛЬЯ *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* (*ORCHIDACEAE*)

T. M. BYCHENKO. PECULIARITIES OF DEVELOPMENTAL BIOLOGY AND ONTOGENETIC CONDITIONS OF A RARE SPECIES OF CISBAIKALIA, *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* (*ORCHIDACEAE*)

Иркутский государственный педагогический университет
664011 Иркутск, ул. Нижняя Набережная, 6
Факс (395-2) 24-05-59
E-mail: Tanya_ishi@rambler.ru

Поступила 02.04.2008

Дана характеристика онтогенетических состояний и представлены особенности биологии развития редкого вида *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*), произрастающего на территории Ангаро-Саянского и Южно-Байкальского флористических районов.

Ключевые слова: онтогенез, онтогенетические состояния, жизненная форма, Прибайкалье, *Orchidaceae*, *Cypripedium guttatum*.

В Южном Прибайкалье, включающем Ангаро-Саянский (Иркутская обл.) и Южно-Байкальский (Республика Бурятия) флористические районы, произрастает 33 вида орхидных из 20 родов, включая вид гибридного происхождения *Cypripedium ventricosum* Sw. В последнее время в связи с активным освоением этого региона, усилением рекреационной нагрузки на природные зоны и уничтожением естественных растительных сообществ представители сем. *Orchidaceae* быстро выпадают из состава ценозов. Многие виды включены в региональные Красные книги: 16 видов — в Красную книгу Иркутской области (2001), 13 видов — Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (2002), 12 видов — Республики Бурятия (2002).

Между тем данные по онтогенезу, экологии, биологии, степени устойчивости редких видов орхидных умеренного климата к антропогенным воздействиям очень скудны, но именно они являются необходимой основой для разработки научно-обоснованных рекомендаций их охраны. Особый интерес представляет онтогенез редкого вида *Cypripedium guttatum* Sw.

В результате многолетних исследований (1988—2007 гг.) нами впервые для Байкальского региона был изучен онтогенез *C. guttatum*, отмечен ряд эколого-онтогенетических особенностей его развития, определена продолжительность жизни каждого онтогенетического состояния. Имеются сведения о ранних этапах онтогенеза *C. guttatum* (Андронова, Евдокимова, 1999; Куликов, Филиппов, 1998, 2001, и др.). Данные о поздних этапах развития этого вида не полные (Татаренко, 1996; Тетерюк, 2003).

Материал и методика

Исследования *Cypripedium guttatum* проводились на территории Южного Прибайкалья, относящейся к южной части Средне-Сибирского плоскогорья, к Саяно-Байкальскому Становому нагорью, Прибайкальскому среднегорью, провинции гор Южной Сибири.

Изучение морфологии надземных и подземных органов всех онтогенетических состояний проводилось преимущественно на живом материале. Исследовалось от 20 и более особей. Онтогенетические состояния выделялись по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1967; Ценопопуляции.., 1976, и др.). По признакам-маркерам (в надземной части — высота побега, количество листьев на ранних стадиях онтогенеза, длина и ширина листа, число жилок; в подземной части — глубина залегания корневища и почки возобновления, число и длина метамеров, придаточных корней на годичном приросте, длина и ширина почки возобновления) в онтогенезе *C. guttatum* выделено 3 периода и 6 онтогенетических состояний: латентный (семена), прегенеративный (протокормы, ювенильные, имматурные, молодые вегетативные, взрослые вегетативные), генеративный (цветущие и плодоносящие генеративные особи) (Быченко, 1992). По признакам вегетативной сферы виргинильные и временно не цветущие генеративные особи достоверно не отличаются, поэтому в отличие от других исследователей (Татаренко, 1996; Тетерюк, 2003) мы рассматривали не группу виргинильных особей, а группу взрослых вегетативных, куда попали и временно не цветущие генеративные особи. Также у *C. guttatum* мы выделили группу молодых вегетативных особей, имеющих переходные черты от имматурных к взрослым вегетативным. Подсчет проростков в природных условиях не проводился. Нами не выделялась также группа субсенильных и сенильных особей, так как определение этих онтогенетических состояний основано главным образом на размерах и морфологии подземной части растений, а массовое выкапывание особей привело бы к уничтожению популяций этого редкого вида орхидных Прибайкалья. В ряде случаев при очень малочисленной популяции, когда раскопка растений невозможна, для выделения онтогенетических состояний использовались некоторые морфологические признаки надземных органов растений. Как и у других орхидных, диагностическими признаками у *C. guttatum* могут служить число жилок листа и площадь листовой поверхности. Число жилок у стареющей особи всегда выше, чем у молодой (ювенильной или имматурной). Представление об онтогенезе и длительности жизни исследуемого вида получали при наблюдении за растениями, находящимися в разных онтогенетических состояниях на постоянных пробных площадях с 1988 г.

Результаты и обсуждение

C. guttatum распространен в северо-восточных и центральных районах европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии, Китае, юго-восточной части Гималаев, Кореи, Японии, на Алеутских островах, а также встречается на крайнем западе Северной Америки (Аверьянов, 1999). В Байкальской Сибири встречается повсеместно. *C. guttatum* — бореальный, мезофитный вид, растет в лесах со средним увлажнением. В Южном Прибайкалье встречается в хвойных и смешанных лесах, на лесных опушках. *C. guttatum* — слабоконкурентный вид, предпочитает места с разреженным травяным покровом, в сложении растительного покрова его роль ничтожно мала.

C. guttatum — многолетнее, поликарпическое, длиннокорневищное летнезеленое травянистое растение, подземная часть которого представлена гипогеогенным, симподиально нарастающим, плагиотропным тонким корневищем с удлиненными метамерами до 4.2 (нередко 7—8) см. Монокарпические побеги *C. guttatum* развиваются по типу моноциклических (Серебряков, 1952). Побег прямостоячий, с двумя сближенными, почти супротивными зелеными широкоэллиптическими или яйцевидно-эллиптическими заостренными листьями, густо покрытыми железистыми волосками. Высота побега в условиях Прибайкалья варьирует от 15 до 30 см (в среднем 20 см). Цветки одиночные, некрупные (до 2.5 см в диам.) с листовидными, продолговато-ланцетными прицветниками (1.5—2 см дл.). Губа крупная, наперстковидная, 2 см дл., с узким устьем; стаминодий сердцевидный желтоватый. Завязь удлиненная, голая или рассеянно опушенная. Гинецей ценокарпный. Плод — коробочка 2.1 ± 0.01 см дл. и 1.2 ± 0.01 см шир., в условиях Прибайкалья образуется 1—5, реже 7 % плодов (Быченко, 1992). В одном плоде *C. guttatum* формируется от 671 до 14261 (в среднем 5636) мелких семян. Причиной слабого плодоношения в бореальных сообществах является недостаток опылителей. При искусственном опылении завязывается около 90 % плодов (Мамаев и др., 2004). Размножается преимущественно вегетативно — за счет интенсивного ветвления корневища формируются обширные клоны-куртины, насчитывающие десятки и даже сотни побегов (Врищ, 1983; Быченко, 1992, 2006; Князева, Князев, 1998; Тетерюк, 2003).

Вегетация длится около 80—90 дней, с конца мая и до начала сентября. Начало вегетации совпадает с прогреванием подстилки и верхнего слоя почвы до 7—9 °C. Зацветает в середине июня, когда температура воздуха достигает 10—15, а почва прогревается до 11—12 °C. Формирование вегетативных побегов начинается при ухудшении условий освещения после завершения облиственности лиственных пород: березы, осины, ивы. Каждая особь цветет в среднем 10 дней, а каждая популяция — около двух—двух с половиной недель, ожидая своих опылителей: земляных пчел, шмелей. Плоды завязываются в июле. Семена созревают 60—90 дней (Широков и др., 2005). В конце августа—начале сентября коробочки растрескиваются и семена рассеиваются с помощью ветра. Листья при увядании чернеют, побеги отмирают. Зимой растение сохраняется в виде подземного корневища с несколькими латеральными спящими почками. Жизненная форма — геофит, почки возобновления формируются на глубине 3—4.5 см (Быченко, 1992, 2006). Почки закрытого типа, со специализированными чешуями, имеют сложное строение, закладываются как дочерние внутри материнских почек и созревают в течение 2 лет. *C. guttatum* является слабо микотрофным растением. Интенсивность микоризной инфекции у этого вида увеличивается с возрастом и достигает в старых корнях взрослых растений 25— 40 %, при этом заражение придаточных корней нерегулярное (Татаренко, 1996).

Продолжительность онтогенеза *C. guttatum*, по нашим данным, составляет около 30 и более лет. Длительность отдельных фаз онтогенеза зависит как от жизненной формы растения, так и от эколого-фитоценотических и погодных условий. В целом взрослое вегетативное и генеративное состояния *C. guttatum* длятся дольше, чем ювенильное и имматурное, что отражается на онтогенетической структуре его ценопопуляций (ЦП).

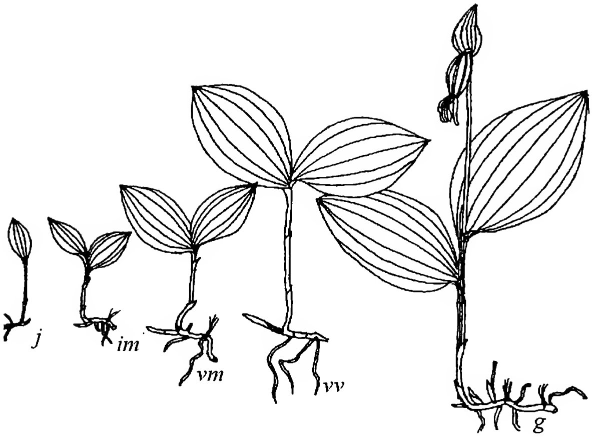


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Cypripedium guttatum* (по: Быченко, 1992).

j — ювенильное, *im* — имматурное, *vm* — молодое вегетативное, *vv* — взрослое вегетативное, *g* — генеративное состояние.

Характеристика онтогенетических состояний *Cypripedium guttatum*

Латентный период. Очень мелкие семена весом 1 мкг, покрытые коричневой семенной оболочкой (1—1.3 мм дл. и 0.2—0.26 мм шир.) с яйцеобразным зародышем 0.2 мм в поперечнике, имеют низкую всхожесть. Зародыш не дифференцирован на органы и состоит из нескольких десятков клеток. Прорастание семян в природе обусловлено наличием покоя семян. Представители рода *Cypripedium* L. относятся к видам с затрудненным прорастанием семян, так как зрелые семена находятся в состоянии глубокого покоя (Андронова, Евдокимова, 1999). Вероятно, выход семян из покоя определяется воздействием несимбиотической почвенной микрофлоры или изменением окислительно-восстановительного потенциала среды (Weinert, 1990).

Прегенеративный период начинается с образования конусообразной формы протокорма с изогнутой осью, его базальная часть заостряющаяся, с отдельными эпидермальными волосками. По нашим данным, протокорм обычно развивается на глубине 2—3 см в местах с относительно стабильной почвенной влажностью, под поваленными стволами деревьев, кустами. Его прорастание успешно проходит под хвойно-лиственным опадом в дерново-лесной супесчаной почве со слабо кислой—нейтральной реакцией pH — 5.5—6.55 (Быченко, 1992). В зависимости от условий подземное развитие проростка *C. guttatum* длится 2—4 года, максимально может продолжаться до 8—10 лет, так же как и других представителей рода *Cypripedium* (Ziegenspeck, 1936). В течение этого времени наблюдается значительная гибель протокормов, что компенсируется высокой семенной продуктивностью. После отмирания первого (главного) побега с одним листом возобновление происходит из пазушной почки, таким образом осуществляется переход к симподиальному нарастанию побега.

Ювенильные растения (рис. 1) имеют побег в среднем 0.9 ± 0.1 см выс., 0.1 см в диам., с 1—2 зелеными листьями, с 1—3 жилками, число междоузлий увеличивается до 2, при этом каждое междоузлие имеет чешуевидный лист, а в пазухе 1- и 2-го чешуевидных листьев находятся почки — одна спящая, а другая — почка возобновления (0.3 см дл.), которая расположена в пазухе первого нижнего влагалищного листа. Длина междоузлия корневища — 0.5—2.5 см, число придаточных корней — 2—3, длина корня — 1—2.5 см, ширина — 0.1 см. Корни растут несколько лет, втягивая растение глубоко в почву, где лучше режим влажности. Направление роста ортотропное, ветвление монохазиальное (терминология по Е. С. Смирновой, 1990), т. е. предыдущий побег замещается одним новым. Данное онтогенетическое состояние длится 2—3 года, вегетативного разрастания и размножения не наблюдается. Только на ранних этапах онтогенеза ювенильный побег соответствует особи, тогда как при описании имматурных, виргинильных и генеративных состояний эти термины отнесены к парциальному побегу.

Имматурные растения (рис. 1) имеют полурозеточный побег в среднем высотой 1.5 ± 0.2 см, диаметром 0.2 см, с 2 сближенными, супротивными, густо опушенными зелеными листьями, имеющими 3—5 жилок. Длина листа в среднем 2.8 ± 0.3 см (максимум 4.0), ширина — 1.0 ± 0.1 см (максимум 1.5). Междоузлие корневища удлиняется до 2—4 см, число корней — 2—4, длина корня больше 2.5 см. Почка возобновления к середине сентября достигает 1 см в длину, ветвление побегов моноподиальное, а направление роста корневища плагиотропное. Продолжительность данного состояния — 2 и более лет, вегетативного разрастания и размножения на данном этапе развития не наблюдается.

Молодые вегетативные растения (рис. 1) имеют побег высотой 3.2 ± 0.3 см (максимум 6.0), с 2 супротивными листьями (жилок 3—7), средняя длина листа 5.0 ± 0.2 см (максимум 6.0), ширина 2.5 ± 0.1 см (максимум 3.0), длина междоузлия корневища 4—5 см, число придаточных корней 3—6, длина корня до 5.0 см, толщина 0.2 см. Длина корней варьирует в зависимости от почвенных условий, глубина залегания корневища 2.5—3 см. Ежегодно формируется две почки: одна пазушная спящая, другая верхушечная (2—2.5 см), которая дает начало новому побегу (рис. 2, *Б*). Ветвление побегов моноподиальное, направление роста гетеротропное (терминология Е. С. Смирновой, 1990), т. е. каждый новый побег состоит из 3 участков: плагиотропного, участка поворота и ортотропного. Продолжительность этого периода 2 и более лет, вегетативного разрастания и размножения не наблюдается.

Взрослые вегетативные растения (рис. 1) имеют побег высотой в среднем 5.7 ± ± 0.3 см (максимум 8.5), с 2 (нередко 3) сближенными густо опушенными листьями (жилок 5—7), длина листа в среднем 6.7 ± 0.2 см (максимум 8) , ширина 3.6 ± 1 см (максимум 4.5), длина междоузлия корневища 4—5.8 см, число придаточных корней 3—7. Длина корня в среднем 8.5 см, ширина 0.2 см, глубина залегания корневища от 2.0 до 3.5 см, в среднем 2.8 ± 0.8 см. Длина верхушечной почки возобновления достигает в среднем 3.0 ± 0.2 см (максимум 4), ширина в среднем 0.6 ± 0.03 см (максимум 0.7). В этом состоянии наблюдается интенсивное ветвление и разрастание корневища за счет образования боковых побегов из пазушной спящей почки, расположенной на первом метамере корневища. Благодаря быстрому отделению дочерних побегов от материнской особи происходит вегетативное размножение с частичным омоложением потомства. Продолжительность периода 2—3 года.

Генеративный период представлен генеративными растениями с побегами высотой до 19.4 ± 0.4 см (максимум 30), с 2 почти супротивными, густо опушенными зелеными листьями (жилок 5—9) 7.6 ± 0.2 см дл. (максимум 10), 4.4 ± 0.1 см шир. (максимум 5.5). В условиях Прибайкалья в зависимости от почвенных условий корневище залегает на глубине 3—4.5 см (в среднем 3.5 ± 0.3 см), представлено метамерами, сохраняющимися от каждого годичного прироста, ежегодный прирост метамера в среднем до 4.2 см с 2—4 длинными (до 15 см) тонкими придаточными корнями, с хорошо развитой проводящей сосудистой системой (рис. 2, *А*). Глубина

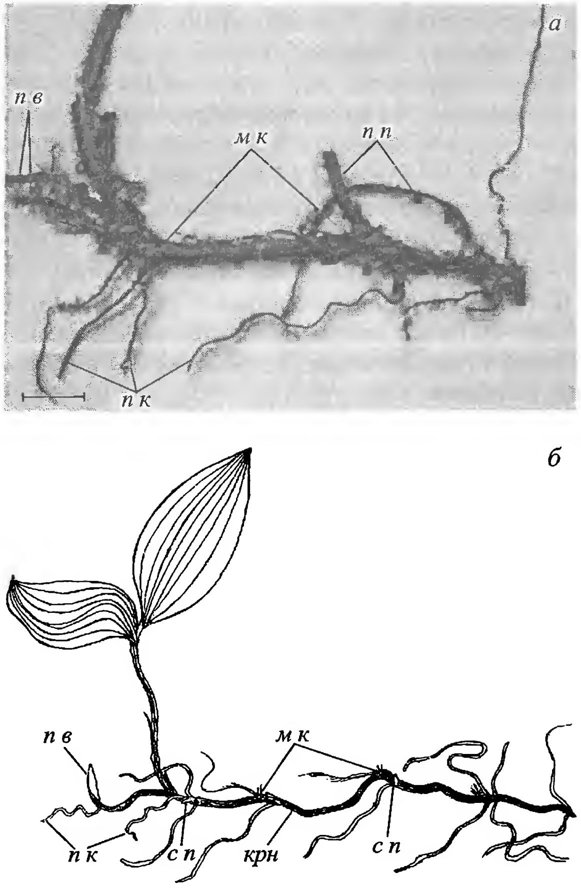


Рис. 2. Генеративная и вегетативная особи *Cypripedium guttatum*.

а — генеративная особь с двумя почками возобновления, *б* — вегетативная особь с одной почкой возобновления: *крн* — корневище, *м к* — междоузлие корневища, *п в* — побег возобновления, *п к* — придаточные корни, *п п* — прошлогодний побег, *с п* — спящая пазушная почка.

залегания корней 5—15 см. Большинство корней не ветвятся. Они растут несколько лет, при этом кончик корня имеет желтый цвет, а корневые волоски полностью отсутствуют. Формируется полицентрическая система побегов за счет образования боковых побегов из пазушных спящих почек (рис. 2, *А*). Спящие почки образуют побеги у 85 % взрослых особей, наибольший процент вегетативного размножения за счет побегов отмечен среди взрослых вегетативных и генеративных групп. Вегетативное размножение происходит с частичным омоложением потомства до имматурных, молодых вегетативных и взрослых вегетативных онтогенетических состояний. Направление ветвления симподиального корневища последовательное. В генеративном состоянии наблюдается ди- и моноподиальное ветвление. Распад куртины на партикулы происходит быстро, так как продолжительность жизни корневищных участков вместе с корнями 3—5 (8) лет (Быченко, 2006).

Ценопопуляции (ЦП) вегетативно подвижного вида *C. guttatum* отличаются динамической пространственной структурой. Интенсивное ветвление корневища за счет спящих почек, значительная длина его междоузлий (4—8 см), быстрое отделение дочерних побегов (через 2—4 года) приводят к интенсивному вегетативному разрастанию, затем вегетативному размножению и быстрому захвату освободившейся территории, особенно в экстремальных условиях (на свежих гарях, вдоль обочины дорог и лесных тропинок), там, где снижена конкуренция со стороны крупнотравья, осок и злаков. Это благоприятствует возобновлению вида за счет увеличения численности ювенильных и других молодых групп в ЦП (Быченко, 1992, 1997, 2006). По мере развития ЦП интенсивное вегетативное размножение в условиях Прибайкалья приводит к формированию довольно крупных скоплений от 348 до 630 побегов. Проективное покрытие этого вида может достигать 80—85 %, с преобладанием молодых вегетативных и взрослых вегетативных и низким процентом ювенильных (1—3 %) групп, что отражается на онтогенетической структуре ЦП этого вида. *C. guttatum* свойственны черты толерантности, но в некоторых местообитаниях, например, на свежих гарях вид может проявлять черты реактивности. Основные факторы, ограничивающее распространение вида на территории исследования, — увлажнение, солевой режим и терморежим почв. На вырубках *C. guttatum* страдает из-за весенних и раннелетних заморозков. Вид неустойчив при понижении уровня грунтовых вод, вырубке древостоя, выпасе скота, повышенной рекреационной нагрузке, верховых пожарах, раннем сенокошении (до созревания плодов), сборах на букеты и выкопки с целью культивирования. Редкие низовые пожары не приводят к гибели растения из-за позднего начала вегетации и глубокого залегания корневища в почве — на глубине 3—4.5 см (Быченко, 1997).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Род башмачок — *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // Turczninowia. 1999. Vol. 2. N 2. P. 5—40.

Андронова Е. В., Евдокимов Е. Е. Завязываемость семян и проблемы размножения видов и гибридных форм представителей рода *Cypripedium* (*C. macranthon* Sw., *C. ventricosum* Sw., *C. calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *C. shanxiense* S. F. Chen) // Матер. Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1999. С. 24—25.

Быченко Т. М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1992. 355 с.

Быченко Т. М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюл. Глав. бот. сада. 1997. Вып. 175. С. 80—82.

Быченко Т. М. Разнообразие жизненных форм и особенности вегетативного размножения орхидных Южного Прибайкалья // Матер. Междунар. науч. конф. «Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы». Казань, 2006. Ч. 2. С. 49—52.

Врищ Д. Л. Размножение видов рода *Cypripedium* L. // «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1983. С. 38—41.

Князева О. И., Князев М. С. Некоторые особенности распространения и численность видов *Cypripedium* L. на Урале и в Западной Сибири // Экология и акклиматизация. Екатеринбург, 1998. С. 40—49.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения / Ред. А. М. Зарубина. Иркутск, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения) / Ред. А. П. Островский и др., Чита. 2002. 280 с.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре in vitro // Бюл. Глав. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 125—131.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны // Экология. 2001. № 6. С. 442—446.

Широков А. И., Коломийцева Г. Л., Буров А. В., Каменева Е. В. Культивирование орхидей европейской России. Нижний Новгород, 2005. 64 с.

Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Смирнова Е. С. Морфология побеговых систем орхидных. М., 1990. 208 с.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Теперюк Л. В. Башмачок пятнистый // Биология и экология редких и исчезающих растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003. С. 43—58.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Weinert M. Keimungsördende Faktoren bei schwerkeimenden europäischen Orchideen. I. Bodenpilze und Agarbedeckung // Die Orchiidee, 1990. Bd 41. Hf 4. S. 127—133.

Ziegenspeck H. Orchidaceae // Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas. 1936. Bd 1. Pt. 4. 740 S.

SUMMARY

The peculiarities of developmental biology and characteristics of ontogenetic conditions of a rare species *Cypripedium guttatum* Sw. (*Orchidaceae* Juss.), occurring in Angara-Sayan and Southern Baikal floristic regions are presented.

УДК 581.524.4(470.322) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© Л. Н. Скользнева,[1] А. И. Кирик[2]

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРОЧИЩА ГАЛИЧЬЯ ГОРА ЗА 95 ЛЕТ (ЛИПЕЦКАЯ ОБЛАСТЬ)

L. N. SKOLZNEVA, A. I. KIRIK. THE CHANGE OF VEGETATION IN THE TRACT GALICHYA GORA OVER 95 YEARS (LIPETSK REGION)

[1] Заповедник «Галичья гора»
399240 Липецкая обл., Задонский район, с. Донское, заповедник «Галичья гора»
Факс (47471) 3-33-65
E-mail: vgu@zadonsk.lipetsk.ru
[2] Воронежский государственный университет
394006 Воронеж, Университетская пл., 1
Факс (4732) 208-755
E-mail: office@main.vsu.ru

Поступила 21.11.2007
Окончательный вариант получен 04.03.2008

Рассмотрены изменения растительного покрова урочища Галичья гора за 95-летний период исследований. Установлено, что территория урочища постепенно покрывается лесом. Основными факторами, определившими современный облик урочища, являются введение заповедного режима, лесокультурная деятельность, биотехнические мероприятия.

Ключевые слова: ассоциация, динамика, доминанты, дубрава, кленовник, растительность, эдификатор.

Природные комплексы заповедников представляют собой территории, на которых антропогенная деятельность ограничена или полностью отсутствует. В настоящее время лишь немногие российские заповедники могут рассматриваться как эталоны нетронутой природы, большинство из них унаследовали антропогенно преобразованные комплексы (Калуцкова, Шутова, 2003). Хозяйственная деятельность в той или иной степени продолжает влиять на природные сообщества заповедников, особенно тех, которые расположены в густонаселенных районах (лесомелиоративные работы, случайные палы, биотехнические мероприятия).

Одной из важнейших задач заповедников является мониторинг состояния природных комплексов, а также оценка влияния различных факторов на направление и скорость сукцессионных процессов. Детальные исследования экосистем заповедников на протяжении длительного времени позволяют подробно изучить процесс естественного восстановления растительности при ограниченном или полном отсутствии антропогенной нагрузки. Результаты подобных исследований дают возможность оценить некоторые исторические аспекты формирования природных комплексов, их прошлое и современное состояние.

Материал и методика

Исследования проводились на территории заповедника «Галичья гора», находящегося на территории Задонского р-на Липецкой обл. западнее с. Донское. Урочище Галичья гора площадью всего 22 га представляет собой крутой правый склон долины р. Дон с выходами верхнедевонского известняка. Находится почти в центре Придонского известняково-карстового физико-географического района Среднерусской возвышенности (Мильков и др., 1970). Для района характерен умеренно-континентальный климат с годовой суммой осадков около 500 мм. Зональные почвы — выщелоченные черноземы. В летописях она упоминается с XVI в. как сторожевой пункт, следивший за движением кочевников. В научном мире стала известной с 1882 г., после того, как В. Я. Цингером (Zinger, 1882) и Д. И. Литвиновым (Цингер, 1885) здесь были обнаружены реликтовые виды растений. В соответствии с ботанико-географическим районированием Галичья гора относится к Восточноевропейской лесостепной провинции Евразиатской степной области (Исаченко, Лавренко, 1980).

Первое достаточно полное исследование Галичьей горы было проведено В. Н. Хитрово в 1911 г. Результаты исследования были опубликованы в сводке «Путеводитель по Галичьей горе» (Хитрово, 1913). В этой работе вся территория Галичьей горы была разделена на 12 участков (см. рисунок). Впоследствии растительность урочища (с составлением карты-схемы) изучалась С. В. Голицыным в 1946 г. (Виноградов, Голицын, 1949) и 1970 г. (Голицын, Григорьевская, 1971).

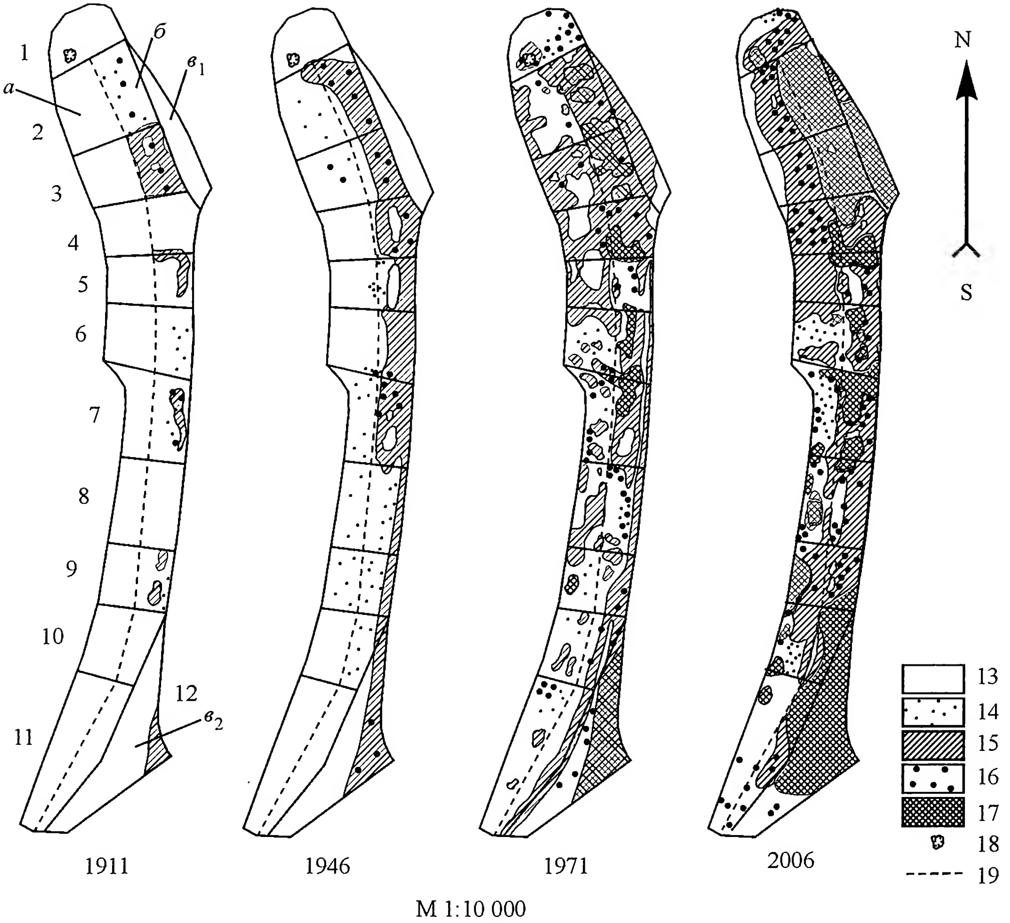
В 2006 г., по прошествии 95 лет с момента первого описания растительности Галичьей горы, проведено очередное обследование этих участков и дана их фитоценотическая характеристика (Скользнева, Кирик, 2007). Исследования проводились с использованием маршрутного и детально-маршрутного метода. Изучался флористический состав, определялись доминанты ассоциаций. На участках, покрытых лесом, проводился также учет высоты и диаметра стволов деревьев, определялась сомкнутость древостоя и плотность подроста. При анализе динамики растительности урочища Галичья гора сравнивались фитоценотические описания с данными, полученными предшествующими исследователями (Хитрово, 1913; Виноградов, Голицын, 1949; Голицын, Григорьевская, 1971; Григорьевская, 1971; Григорьевская, Казакова, 1986).

Результаты и обсуждение

В начале века (в 1911 г.) облик Галичьей горы существенно отличался от современного (см. рисунок). Отсутствовал лесной тип растительности. Плато Галичьей горы распахивалось, и только на присклоновой части сохранялась узкая полоса, занятая степной растительностью, с участием редких для Среднерусской лесостепи видов: *Potentilla pimpinelloides* L., *Galatella villosa* (L.) Reichenb. f., *Gypsophila altissima* L., *Ephedra distachya* L.[1] На склонах Галичьей горы преимущественное

---

[1] Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).



Динамика изменения границ растительных сообществ урочища «Галичья гора».

1—12 — номера участков; *а* — плато; *б* — склон; $в_1$ — северная пойма; $в_2$ — южная пойма; 13 — травянистые сообщества; 14 — отдельно растущие кустарники; 15 — кустарниковые сообщества; 16 — отдельно растущие деревья; 17 — лесные сообщества; 18 — карстовая воронка; 19 — граница между плато и склоном.

положение занимали травянистые сообщества. Кустарники наблюдались лишь на 3-м участке (заросли *Cerasus fruticosa* Pall., *Rhamnus cathartica* L., *Spiraea crenata* L., *Frangula alnus* Mill., *Amygdalus nana* L., поросль *Quercus robur* L.). Достаточно большие скопления *Amygdalus nana* отмечались на 5, 7, 9-м участках. На склонах 2-го, 10-го участков и вдоль всей ледобойной полосы (эродированный участок склона, образующийся вследствие движения потока воды и льда во время половодья) выпасался скот. На трех участках (7, 10, 11) сохранились следы заброшенных каменоломен. О существовании древесного типа растительности на склонах Галичьей горы свидетельствовали остатки крупных перегнивших пней и корней деревьев на 7—11-м участках (Хитрово, 1913). Среди травянистых сообществ основными доминантами выступали плотнодерновинные, длиннокорневищные и рыхлодерновинные виды: *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Poa angustifolia* L., *Melica transsilvanica* Schur, *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv. Среди разнотравья преобладали *Bupleurum falcatum* L., *Centaurea ruthenica* Lam., *Vicia tenuifolia* Roth., *Valeriana officinalis* L., *Artemisia vulgaris* L., *A. austriaca* Jacq., *A. campest-*

ТАБЛИЦА 1

Динамика встречаемости деревьев в урочище Галичья гора

Вид	1911 г.	1946 г.	1971 г.	2006 г.
Acer campestre L.	—	—	—	+
A. negundo L.	—	—	+	+
A. platanoides L.	—	+	+	+
A. tataricum L.	+	+	+	+
Betula pendula Roth	—	—	+	+
Fraxinus americana L.	—	—	—	+
F. excelsior L.	—	—	—	+
F. pennsylvanica Marsh.	—	—	—	+
Malus praecox (Pall.) Borkh.	—	+	+	+
Padus avium Mill.	—	+	+	+
Pinus sylvestris L.	—	+	+	+
Populus tremula L.	—	+	+	+
Pyrus communis L.	—	+	+	+
Quercus robur L.	+	+	+	+
Salix alba L.	—	—	+	+
S. caprea L.	—	+	+	+
S. fragilis L.	—	+	+	+
S. pentandra L.	+	+	+	+
Sorbus aucuparia L.	—	+	+	+
Tilia cordata Mill.	+	+	+	+
Ulmus laevis Pall.	—	+	+	+
U. minor Mill.	—	—	—	+
Общее количество видов	4	14	17	22

ris L. На некоторых участках (1, 8, 10) было заметно участие сорно-рудеральных видов. Открытые скалы были всюду покрыты розетками *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Asplenium ruta-muraria* L. Вдоль всей ледобойной полосы (от начала 4-го и до конца 9-го участков) преобладала рудеральная флора с примесью луговых, степных и прибрежных растений (*Echium vulgare* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Xanthium strumarium* L., *Allium rotundum* L., *Anthemis tinctoria* L., *Thymus marschallianus* Willd. и др.).

Примыкающая с северного фланга пойма в начале века распахивалась. Часть пойменного луга с южной стороны урочища (от обрыва аллювиальной террасы до центральной поймы) была занята кустарниковыми ивами: *Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*. Остальная территория до подножия склона распахивалась.

В 1936 г. спустя 11 лет после организации на Галичьей горе заповедного режима были отмечены первые признаки облесения: появились *Pinus sylvestris* (плато 2-го, 3-участков), *Ulmus laevis*, *Populus tremula*, *Salix caprea* (склон 3-го участка), *Pyrus communis* (плато, склон 1—3-го, 8-го участков), *Padus avium* (склон 3-го участка), *Salix fragilis* (пойма у подножия 3-го участка) (табл. 1). Увеличился диаметр стволов и высота порослевого дуба на склоне 2-го и 3-го участков (Марфин, 1940).

В 1938—1941 гг. исследования урочища были проведены С. В. Голицыным. По результатам работы была подготовлена рукопись «Флора Галичьей горы», утерянная во время оккупации. Уже тогда, в 1938—1941 гг., на Галичьей горе можно было наблюдать «большую пестроту в строении растительного покрова» (Виноградов, Голицын, 1949 : 27). К 1946 г. произошла значительная нивелировка расти-

ТАБЛИЦА 2

Динамика встречаемости кустарниковых видов в урочище Галичья гора

Вид	1911 г.	1946 г.	1971 г.	2006 г.
Amygdalus nana L.	+	+	+	+
Caragana arborescens Lam.	—	—	—	+
Cerasus fruticosa Pall.	+	+	+	+
Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Vorosch.) Klask.	+	+	+	+
Cornus sanguinea L.	+	+	+	+
Corylus avellana L.	—	—	—	+
Cotoneaster alaunicus Golits.	+	+	+	+
Crataegus ambigua C. A. Mey. ex A. Beck.	—	—	—	+
C. monogyna Jacq.	—	—	—	+
Euonymus europaea L.	—	—	—	+
E. verrucosa Scop.	+	+	+	+
Frangula alnus Mill.	+	—	—	—
Genista tinctoria L.	+	+	+	+
Juniperus communis L.	—	+	—	—
Lonicera tatarica L.	—	+	+	+
Prunus insititia L.	+	—	—	—
P. spinosa L.	+	+	+	+
Rhamnus cathartica L.	+	+	+	+
Ribes nigrum L.	—	—	—	+
Rosa glabrifolia C. A. Met. ex Rupr.	+	+	+	+
R. gorinkensis Bess.	—	—	+	+
R. majalis Herrm.	+	+	+	+
R. podolica Tratt.	—	—	—	+
R. pomifera Herrm.	+	+	+	+
R. subpomifera Chrshan.	—	—	—	+
R. villosa L.	+	+	+	+
Rubus caesius L.	+	+	+	+
R. idaeus L.	—	+	+	+
Salix cinerea L.	—	+	+	+
S. starheana Willd.	—	—	+	+
S. viminalis L.	+	+	+	+
S. vinogradovii A. K. Skvortsov	+	+	+	+
Sambucus racemosa L.	—	+	+	+
Spiraea crenata L.	+	+	+	+
S. litwinowii Dobrocz.	+	+	+	+
Syringa vulgaris L.	—	—	—	+
Viburnum opulus L.	—	—	—	+
Общее количество видов	20	23	24	34

тельности, пестрота фитоценозов сгладилась (см. рисунок). На плато в основном доминировал длиннокорневищно-кустовой злак *Poa angustifolia* L., на отдельных участках (7—10) в качестве содоминантов выступали *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub., *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski. На 3-м участке на краю плато был обнаружен взрослый куст можжевельника, увеличилось участие *Pinus sylvestris* (15 экземпляров). В верхней и средней части склона началось интенсивное разрастание кустарников — *Lonicera tatarica*, *Spiraea crenata, S. litwinowii*, *Frangula alnus* и др. (табл. 2). В ледобойной полосе появились заросли *Rubus caesius* L., *Urtica dioica* L. В северной части поймы преимущественное положение занимали сообщества *Bromopsis inermis* и *Urtica dioica*, возросла численность таких деревьев, как *Pyrus communis*, *Salix fragilis*, *Ulmus laevis*.

На южном участке поймы в условиях 20-летней залежи сформировались кострецовые, кострецово-ивовые сообщества (доминанты — *Bromopsis inermis, Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*). На целинном участке наблюдалось редколесье из *Salix fragilis*. В послевоенные годы на Галичьей горе продолжал поддерживаться заповедный режим, антропогенные нагрузки были сведены к минимуму. Проводились лишь научные исследования и экскурсии для студентов и школьников. В конце 1950-х годов в непосредственной близости к заповеднику, вдоль западной окраины, была создана лесополоса из *Acer negundo*, впоследствии оказавшая заметное влияние на ход естественных сукцессионных процессов.

В 1970-е годы в лугово-степные сообщества на плато началось активное внедрение высокотравных злаков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Melica altissima* L., *Bromopsis inermis*), мезофильного разнотравья (*Centaurea scabiosa* L., *Tanacetum vulgare* L., *Seseli libanotis* (L.) W. D. J. Koch), значительно расширились кустарниковые (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Vorosch.) Klask., *Rhamnus cathartica*, *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*) (см. рисунок). На плато 2-го, 3-го и некоторых других участков появились ранее не отмечавшиеся отдельно стоящие деревья (*Quercus robur*, *Acer negundo*, *Malus praecox*). На склонах сформировались небольшие участки древесной растительности, образованные дубом на 2—4-м, 6-м участках, липой — на 7-м, ивой — в нижней части склона 9-го участка. Многоствольность липы и дуба свидетельствовали об их порослевом происхождении. В ледобойной полосе с 6-го по 11-й участок начал формироваться ивняк (доминант *Salix fragilis*).

В 1980-е годы на плато заметно увеличилась площадь, занятая ракитником, расширились заросли *Cerasus fruticosa*, *Prunus spinosa*, *Acer tataricum* (на 2, 3, 5, 7-м участках), на 4—8-м участках образовалась кленовая формация (доминанты — *Acer tataricum*, *Acer negundo*, *Acer platanoides*). Мятлик узколистный окончательно выпал из состава доминантов, уступив место вейнику наземному, кострецу безостому, пырею промежуточному. В целом на плато господствующее положение заняли злаково-кустарниковые ассоциации (Chamaecytisus ruthenicus + Bromopsis inermis + Tanacetum vulgare, Chamaecytisus ruthenicus + Calamagrostis epigeios, Prunus spinosa—Elytrigia repens ± variiherbitas и др.). На склонах значительно расширились площади, занятые лесной растительностью, заметно увеличилась закустаренность. Сосна распространилась на склон 1-го участка. На 8-м участке, в нижней части склона, образовалась липовая ассоциация. Вдоль ледобойной полосы преимущественное положение заняла крапиво-ежевичная ассоциация, расширились позиции кустарниковых ив (*Salix cinerea*, *S. dasyclados*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*). В северной части поймы сформировались ивовые заросли с доминированием *Salix fragilis*, значительно расширились площади кустарниковых ассоциаций (Cerasus fruticosa + Frangula alnus – Filipendula vulgaris, Chamaecytisus ruthenicus ± variiherbitas, Frangula alnus – Bromopsis inermis). На южном участке поймы сформировался лес из *Salix fragilis* с сомкнутостью 0.7—0.8, а травянистый ярус стал более разреженным (60 %), начали внедряться *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray, *Impatiens parviflora* DC (Григорьевская, Казакова, 1986).

В 1984 г., когда стали очевидными сукцессионные смены растительного покрова (интенсивное зарастание скал и плато древесно-кустарниковыми видами), под угрозой исчезновения оказались многие степные, в том числе редкие и реликтовые, виды. На всех участках, кроме поймы, было начато проведение биотехнических мероприятий. С 1992 г. они носили регулярный характер. Ежегодно, в течение 10 лет, проводились сенокосы на 5—7, 10, 11-м участках, ранневесенние палы в течение 7 лет — на 1, 4, 7—9-м участках. Проведение этих мероприятий лишь частично тормозило развитие древесно-кустарниковой растительности. На 7-м участке, где одновременно проводились сенокосы и весенние палы, засохли отдельные экземпляры клена американского и груши.

На остальной территории биотехнические мероприятия, наоборот, способствовали разрастанию таких корневищных видов, как ракитник русский, вишня степная и корневой поросли клена татарского и клена американского.

Исследования 2006 г. показали, что на плато Галичьей горы преимущественное положение занимают кустарниковые сообщества (см. рисунок). На 8 и 9-м участках до 80 % площади занято *Acer tataricum*, *A. negundo*.

На склонах Галичьей горы формируется лесной тип растительности: одноярусная дубрава из *Quercus robur* с примесью *Malus praecox* (1, 2, 3, 4, 6-й участки), липняк из *Tilia cordata* и *Euonymus verrucosa* в кустарниковом ярусе (7-й, 8-й участки), кленовник с доминированием на 5-м участке *Acer tararicum*, на 7-м — *Acer platanoides*, а в нижней части склонов, на 8—11-м участках, преобладает *Acer negundo*. Значительно увеличилась площадь кустарниковых сообществ. Травяные сообщества на склонах ни на одном из участков не занимают ведущих позиций.

На территории поймы преимущественное распространение имеет лесной тип растительности. В северной пойме сформировался ивняк (доминант *Salix fragilis*), в который внедряются *Quercus robur* и *Betula pendula*, так как в непосредственной близости произрастает дубрава и в последние десятилетия снижается уровень поемности. В лесу южной поймы доминирует *Acer negundo*, содоминант — *Salix fragilis*.

В настоящее время идет активное развитие лесных сообществ (Скользнева, Кирик, 2007). В дубравах верхний ярус сформирован порослевым дубом. Во втором ярусе часто встречаются *Acer tataricum*, *Padus racemosa*, *Pyrus communis*, *Malus praecox*, *Ulmus laevis*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*. В подлеске представлены *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus cathartica*, *Lomicera tatarica*, *Acer platanoides*, в последние годы появилась *Corylus avellana*. Особенностью восстанавливающихся дубрав является значительная (до 0.9) сомкнутость древостоя. При этом особи *Quercus robur* имеют высоту не более 9 м и отличаются малым диаметром стволов (до 25 см). Немногочисленный подрост дуба (в среднем 1.2 особи на 100 м^2) под сплошным пологом деревьев находится в угнетенном состоянии. На открытых участках с близким залеганием известняка интенсивно развиваются кустарниковые сообщества, также создающие сильное затенение и препятствующие семенному возобновлению дуба.

Кленовники, сформированные *Acer negundo*, характеризуются активным разрастанием. В настоящее время они отмечены на плато, склонах и в пойме. В подлеске часто встречается бузина красная, рябина, в пойме — ясень американский. Клен американский имеет многочисленный подрост под пологом леса и на открытых участках. Это связано с широкой экологической амплитудой, высокой семенной продуктивностью и вегетативной подвижностью вида.

Acer platanoides на Галичьей горе впервые был отмечен в послевоенные годы (табл. 1). В настоящее время высота взрослых деревьев достигает 9 м. Он активно возобновляется под пологом взрослых деревьев (2—3 особи на 1 м^2). Подлесок представлен подростом *Tilia cordata*, *Euonymus verrucosa*, *Prunus spinosa*.

По сравнению с 1911 г. спектр деревьев расширился с 4 до 22 видов, кустарников — с 20 до 33 видов (табл. 1, 2). Интенсивное зарастание деревьями и кустарниками привело к исчезновению некоторых редких и реликтовых видов: *Stipa pulcherrima* K. Koch., *Onosma simplicissima* L., *Lupinaster litwinowii* (Iljin) Roskov. Значительно сократились площади ценопопуляций *Potentilla pimpinelloides* и *Schivereckia podolica*.

Выводы

Интенсивное развитие лесных сообществ на территории Галичьей горы за последнее столетие свидетельствует о том, что в историческом прошлом территория Галичьей горы была значительно облесена. Отсутствие леса на момент изучения растительности на территории Галичьей горы в 1882 г. было связано с деятельностью человека. Помимо антропогенного фактора сплошное распространение леса на Галичьей горе в прошлом и настоящем лимитируется экотопическими условиями: крутизной склонов и близким залеганием монолитных девонских известняков. Такие формы ландшафта способствовали одновременно и сохранению уникальной степной флоры Галичьей горы.

В настоящее время растительный покров заповедника представляет собой сукцессионную мозаику лесных, пертофитно-степных и пойменных экосистем, находящихся на разных стадиях развития. Основными факторами, определившими динамику растительных сообществ были: введение заповедного режима и прекращение антропогенного влияния в 1920-е годы, лесокультурная деятельность с конца 1950-х годов, организация и проведение биотехнических мероприятий. На развитие растительности в пойме также оказали влияние уменьшение поемности и отсутствие ледоходов. Направление сукцессионных смен растительности с момента организации заповедника шло в сторону формирования древесно-кустарниковых сообществ. По прошествии почти столетнего промежутка времени с момента первого детального обследования растительности Галичьей горы, ее облик изменился кардинальным образом.

1. Сформировался лесной тип растительности, отсутствовавший на Галичьей горе в 1911 г. К настоящему времени полностью заросли деревьями *Quercus robur* склоны 2, 3, 4-го участков. Значительно увеличилась облесенность поймы (*Acer negundo*, *Fraxinus americana* L.) и склонов 7—11-го участков (*Acer negundo*, *A. platanoides*, *A. tataricum*, *Tilia cordata*).

2. Высокотравные и кустарниковые виды, преобладающие на плато, способствуют заметной мезофитизации участков и тем самым создают благоприятные условия для восстановления лесной растительности.

3. На Галичьей горе восстанавливаются как естественные коренные лесные сообщества (дубравы из *Quercus robur*, *Malus praecox*, *Sorbus aucuparia*, *Acer tataricum*, *Lonicera tatarica*, *Euonymus verrucosa*, *Rubus caesius*, *R. idaeus*, *Chamaecytisus ruthenicus*), так и фитоценозы, развитие которых инициировано антропогенной деятельностью (кленовники из *Acer negundo*). В растительные сообщества заповедника активно внедряются такие интродуценты, как *Fraxinus americana*, *F. pennsylvanica* March.

4. Начавшееся в 1940-е годы восстановление *Pinus sylvestris* на плато Галичьей горы не получило широкого распространения. Это связано с отсутствием на протяжении длительного времени антропогенных нарушений, которые способствовали развитию высокотравной мезофитной травяной растительности (*Calamagrostis epi-*

geios, *Bromopsis inermis*, *Melica transsilvanica* и др.), накапливавшей значительный слой ветоши, который препятствовал прорастанию семян сосны. Сложившиеся условия в большей степени способствовали развитию неморальных видов (*Quercus robur*, *Rhamnus cathartica* и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградов Н. П., *Голицын С. В.* Послевоенное состояние наиболее интересных местонахождений реликтовых растений Верхнего Поосколья и Северо-Донского реликтового района // Тр. Воронежск. ун-та. 1949. Т. 15. С. 164—207.

Голицын С. В., *Григорьевская А. Я.* Флора Галичьей горы // Растительный покров Галичьей горы и история его исследования. Воронеж, 1971. С. 9—89.

Григорьевская А. Я. Растительность Галичьей горы // Растительный покров Галичьей горы и история его исследования. Воронеж, 1971. С. 90—127.

Григорьевская А. Я., *Казакова М. В.* Динамика растительности Галичьей горы за 60 лет // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий. Воронеж, 1986. С. 5—33.

Исаченко Т. И., *Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—23.

Калуцкова Н. Н., *Шутова И. Ю.* Ландшафтные исследования в биосферных заповедниках // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по биоразнообразию (секция заповедного дела). М., 2003. С. 122—131.

Марфин Ф. С. Современное состояние флоры Галичьей горы // Бюл. общества естествоиспытателей при Воронежском университете. 1940. Т. 3. Вып. 2. С. 26—32.

Мильков Ф. Н., *Дроздов К. А.*, *Федотов В. И.* Галичья гора: опыт ландшафтно-типологической характеристики. Воронеж, 1970. 96 с.

Скользнева Л. Н., *Кирик А. И.* Динамика растительности Галичьей горы за 95 лет // Вестн. Воронежск. гос. ун-та. Серия: химия, биология, фармация. 2007. № 2. С. 100—109.

Хитрово В. Н. Путеводитель по Галичьей горе // Известия о-ва исслед. Природы Орлов. губ. Киев, 1913. Вып. 3. С. 101—216.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Zinger V. *Potentilla tanaitica* sp. nova, V. Zing. // Bull. Soc. Natur. Moscow. 1882. T. 57. N 3. P. 69—71.

SUMMARY

The paper traces changes in the Galichya Gora vegetation cover over 95-year period of investigations. It is established that the territory of the natural tract gradually becomes covered by forest. The process of plant covering is observed on slopes, on a plateau and in flood-lands. Both natural forest vegetation and communities initiated by anthropogenous activity are restored. The main factors which have determined the modern view of the natural tract were: introduction of protection regime, afforestation and biotechnical measures.

УДК 581.522+581.412(571.1) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© Л. В. Волкова

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДОМИНАНТОВ ТРАВЯНОГО ЯРУСА В ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

L. V. VOLKOVA. BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE DOMINANTING HERBS IN SUBNEMORAL FORESTS OF THE SOUTHERN WEST SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)330-19-86
E-mail: wolk@csbg.nsc.ru

Поступила 21.11.2007
Окончательный вариант 18.02.2008

Изучена биология 5 видов травянистых многолетников в черневых (субнеморальных) лесах Салаирского кряжа (юго-восток Западной Сибири). Изучавшиеся растения характерны для крупнотравных фитоценозов черневого подпояса и встречаются здесь с высоким постоянством. Это представители сем. *Asteraceae: Cirsium helenioides*, *Crepis sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*. Для каждого вида описаны особенности побегообразования, характерные черты и длительность онтогенеза, установлен тип биоморфы и преимущественный способ размножения.

Ключевые слова: онтогенез, жизненная форма, адаптация.

Одна из специфических особенностей осиново-пихтовых лесов гумидных низкогорий Южной Сибири, так называемых черневых лесов или «черни», — мощное развитие травяного яруса, формирование крупнотравных фитоценозов (Поляков, 1934; Куминова, 1960; Шумилова, 1962). Травяной ярус является важным структурным компонентом сообществ, во многом определяет их продуктивность и оказывает влияние на возобновление лесообразующих пород (Лащинский и др., 1991). Попытки изучения и описания структуры черневого крупнотравья немногочисленны (Зыков, 1956; Лащинский, 1982; Ронгинская, Лащинский, 1987; Ронгинская, 1988), они не дают полной картины особенностей его организации и функционирования. Одним из путей решения этого вопроса может быть изучение популяционной биологии доминирующих в травостоях видов, выяснение особенностей их произрастания в черневых лесах.

С этой целью в подпоясе черневых лесов Салаирского кряжа (Новосибирская обл., Тогучинский р-н) на протяжении ряда лет проводится планомерное изучение популяционной биологии видов травяного яруса. Это преимущественно представители семейств *Apiaceae, Asteraceae, Ranunculaceae*. К настоящему моменту детально проанализированы особенности биологии видов черневого крупнотравья из сем. *Apiaceae* (Васильева, Лащинский, 1987; Васильева, 1989; Волкова, 1989, 1991, 1992, 1993а, 1993б, 1993в, 2000а), а также биология и популяционная структура одного из основных доминантов травяного яруса *Aconitum septentrionale* Koelle. (Волкова, 2000б, 2001).

Цель настоящей работы — анализ биологических особенностей видов сем. *Asteraceae* из числа типичных представителей салаирского крупнотравья, а также обобщенная характеристика комплекса всех исследованных видов.

Материал и методика

Изучена биология 5 видов сем. *Asteraceae*: *Crepis sibirica* L., *Cirsium helenioides* (L.) Hill., *Saussurea latifolia* Ledeb., *Cacalia hastata* L., *Senecio nemorensis* L.

Это обычные виды сибирской флоры, мезофиты по экологии, широко распространенные и за пределами черневых лесов, а в черневом подпоясе встречаются как в коренных, так и производных растительных сообществах. Именно в крупнотравных фитоценозах черневого подпояса они отличаются особенной мощностью развития особей. Высота генеративных побегов нередко достигает 170—200 см, размеры листьев у розеткообразующих видов достигают 100 см (*Cirsium helenioides*). Указанные виды *Asteraceae* редко доминируют в травостоях, обычно выступая в качестве содоминантов. Отличаясь высоким постоянством, они вносят заметный вклад в создание своеобразного облика крупнотравных фитоценозов.

Черневые леса Салаирского кряжа представляют собой сложный мозаичный комплекс, в котором осиново-пихтовые насаждения, с разным соотношением осины и пихты, чередуются с полянами. Поляны являются обязательным звеном в многолетней циклической динамике черневого леса (Лащинский, 1990; Иощенко, Лащинский, 1994, 1995; Лащинский, Иощенко, 1999). Они образуются в результате естественного распада древостоя или вследствие антропогенного вмешательства (рубки). По флористическому составу травостой полян сходен с травостоем под пологом леса. По структуре травяного яруса их сообщества следует относить к луговым, а вследствие определенного флористического своеобразия они часто классифицируются как особый тип луговых сообществ — лесные луга (Ронгинская, Лащинский, 1987). Лесные поляны часто используются как сенокосные угодья, и тогда на этих участках происходит формирование типичных злаково-разнотравных настоящих лугов (Ронгинская, 1988). Исследователи подчеркивают, что в отсутствии антропогенного воздействия сообщества полян черневых лесов имеют длительно-производный характер (Ронгинская, Лащинский, 1987; Лащинский, 1990). На этом основании поляны можно рассматривать и как элемент горизональной мозаики черневого леса, и как отдельный тип сообществ — лесные луга.

Изучение биологии видов проведено как в различных элементах горизонтальной мозаики собственно черневых лесов, так и в производных сообществах, а в ряде случаев и за пределами подпояса черневых, в сообществах подпояса березово-сосновых и лиственнично-сосновых лесов Салаира.

В работе использовалась единая методика сбора и обработки материала (Диагнозы.., 1983). Периодизация онтогенеза проводилась по общепринятой схеме (Ценопопуляции.., 1976). Материалом для описания онтогенеза растений послужили более 2000 особей как вновь собранных, так и старых гербарных образцов.

В настоящей работе онтогенез видов описывается в общих чертах (по литературным и собственным данным), а основное внимание уделено описанию тех особенностей биологии, которые отражают адаптивные возможности растений, т. е. описывают «жизненную стратегию» видов в понимании Т. А. Работнова (1975).

Для характеристики семенного размножения видов оценивалась всхожесть семян как в естественных условиях обитания видов, так и в лабораторных, а также плотность всходов в ценозах. В естественных условиях свежесобранные семена высевались на делянки, расположенные на лесном лугу (поляне), впоследствии прорастание семян и отпад проростков регистрировались на протяжении вегетационного сезона. Лабораторная всхожесть и характер прорастания семян определялись путем проращивания семян в чашках Петри. Плотность всходов для каждого вида устанавливалась на вре́менных трансектах, располагавшихся в границах элементов горизонтальной мозаики черневого леса.

Названия видов приведены по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981).

Результаты и обсуждение

Изученные виды различаются по типу жизненной формы и характеру побегообразования.

Crepis sibirica, Cirsium helenioides, Saussurea latifolia — многолетние короткокорневищные поликарпики, гемикриптофиты с полурозеточными моно-, ди- или полициклическими побегами. *Cacalia hastata* и *Senecio nemorensis* — безрозеточные (эпикотильные) растения, развивающие 2 типа побегов — надземные ассимилирующие и подземные столоны.

В пределах сходной жизненной формы виды различаются рядом особенностей, отражающих их адаптацию к условиям произрастания.

Crepis sibirica — типичный короткокорневищный многолетний поликарпик с полурозеточными, моно- или полициклическими побегами. На начальных этапах онтогенеза осевой, материнский побег, нарастает моноподиально, ежегодно образуя розетку сближенных листьев на укороченном побеге. Многолетняя подземная часть особей формируется за счет погружения в почву и укоренения стеблевой части годичных побегов, т. е. представлена эпигеогенным корневищем. Главный корень растений отмирает на ювенильном этапе развития особи. С этого момента корневая система растений представлена придаточными корнями, формирующимися на корневище. Генеративный период наступает на 10—12-й год жизни.

В состав генеративной особи входят как репродуктивные побеги, несущие соцветия, так и вегетативные. Репродуктивные побеги чаще моноциклические, но в молодом и старом генеративном состоянии встречаются ди-трициклические репродуктивные побеги. Такие побеги на протяжении одного-двух вегетационных сезонов формируют только розетку листьев и лишь затем — собственно репродуктивный удлиненный побег, несущий соцветия. В основании удлиненных годичных побегов всегда сохраняется зона укороченных междоузлий, где формируются чешуевидные или настоящие листья и пазушные почки возобновления, т. е. побег остается полурозеточным. За счет наличия полициклических репродуктивных побегов наблюдаются перерывы в цветении генеративных особей, обычно в начале или в конце генеративного периода.

Максимум мощности растений *Crepis sibirica* приходится на средневозрастное генеративное состояние: высота цветущих репродуктивных побегов достигает 150—180 см, розеточные побеги могут достигать высоты 50—60 см от уровня почвы. В зависимости от условий обитания средневозрастная генеративная особь развивает от 2—3 до 6—8 побегов. Поскольку годичные приросты корневища у *C. sibirica* невелики, 10—15 мм, сколько-нибудь значительного вегетативного разрастания особей не происходит. Наряду с репродуктивными побегами в составе генеративных особей присутствуют розеточные вегетативные побеги, обычно ди-трициклические, с неполным циклом развития, отмирающие в вегетативном состоянии.

Уже в средневозрастном генеративном состоянии начинается партикуляция корневища, что приводит к появлению компактных клонов. Образующиеся клоны состоят из сближенных партикул, числом от 2—4 до 5—6, и в фитоценотическом отношении являются целостным образованием. По этому признаку биоморфу *C. sibirica* следует отнести к моноцентрическому типу (Ценопопуляции.., 1976).

В онтогенезе *C. sibirica* выделяется непродолжительный, но хорошо выраженный постгенеративный период. Прекращается образование удлиненных годичных побегов, все побеги только укороченные, мощность их снижается. В составе особи появляются побеги ювенильного облика: малолистные, с листьями на простых (не струговидных) черешках и с округлыми листовыми пластинками. Побеги субсенильных и сенильных растений обычно полициклические, 3—5-летние, нередко отрастают из спящих почек корневища.

Максимальной мощности растения достигают на лесных крупнотравных лугах, что, вероятно, свидетельствует об особо благоприятных для этого вида условиях обитания. Здесь у растений больше и число побегов в целом, и доля репродуктивных побегов в составе генеративных особей — по сравнению с растениями под пологом леса.

Способность к вегетативному размножению у *C. sibirica* невысока, поэтому основным способом самоподдержания ценопопуляций является семенное размножение.

Онтогенез *C. sibirica* наиболее сходен с онтогенезом ранее изученного представителя черневого крупнотравья *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* (Fisch.ex Hoffm.) Soó (Волкова, 1989), что определяется сходством жизненной формы видов. Основное различие этих 2 видов — в их реакции на условия освещенности.

У *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* с ухудшением режима освещенности увеличивается продолжительность возрастных состояний, а также продолжительность жизни побегов, за счет чего усиливается вегетативное разрастание особей и возрастает роль вегетативного размножения в самоподдержании ценопопуляций. Кроме того, при ухудшении условий освещенности под пологом лесных ценозов, в онтогенезе у данного вида наблюдается такое явление, как квазисенильность (Волкова, 1991). Как адаптация к условиям естественной циклической динамики черневого леса, квазисенильность в онтогенезе выявлена также у *Aconitum septentrionale* Koell. — основного доминанта травяного яруса (Волкова, 2000а, 2001).

У *Crepis sibirica*, как и у *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, обнаружены перерывы в цветении генеративных особей, обусловленные торможением развития репродуктивных побегов, увеличением их цикличности. Для второго вида также было показано, что число временно не цветущих генеративных особей в ценопопуляциях связано с метеоусловиями предыдущих вегетационных сезонов: доля таких особей увеличивается после засушливых лет (Волкова, 1989). Увеличение продолжительности жизни побегов у этих двух видов (динамическая поливариантность онтогенеза) можно рассматривать как адаптацию к погодичной динамике макроклиматических факторов среды.

В зависимости от условий обитания у *B. longifolium* subsp. *aureum* может варьировать как продолжительность онтогенеза, так и тип биоморфы (см. таблицу). *C. sibirica* — менее пластичный вид: на ухудшение режима освещенности реагирует в основном снижением мощности побегов и особей, а продолжительность онтогенеза сохраняется относительно стабильной в различных условиях обитания.

Cirsium helenioides — одно из наиболее крупных растений черневого высокотравья. Высота репродуктивных побегов нередко превышает 2 м при диаметре оснований побегов до 3 см, длина розеточных листьев у взрослых особей может достигать 1 м. Как и предыдущий вид, *Cirsium helenioides* также относится к полурозеточным короткокорневищным поликарпическим травам. Молодые особи, вплоть до перехода в генеративное состояние, ежегодно развивают розетку листьев на укороченном стебле, имеют главный корень и формируют горизонтальное корневище эпигеогенного типа. В естественных условиях обитания прегенеративный период онтогенеза непродолжителен — 4—5(7) лет. В экспериментах с посевом семян

Некоторые показатели жизненной формы доминантов травяного яруса черневых лесов Салаирского кряжа

Виды	Тип жизненного цикла	Характер подземных органов	Тип биоморфы	Длительность онтогенеза, лет	Способ размножения
Полурозеточные					
Pleurospermum uralense	Монокарпик	СК	Моно	5—7	С
Angelica sylvestris	»	СК	»	5—10	С
Heracleum dissectum	Монокарпик олигокарпик	СК	»	5—10, до 20	С
Anthriscus sylvestris	Монокарпик поликарпик (клоны)	СК	»	5—10, 20—25 (клоны)	С, С + В
Aconitum septentrionale	Поликарпик	СК	»	30—35	С
Cirsium helenioides	»	КК	»	15—20	С
Conioselinum tataricum	»	КК	»	30—35	С (В)
Crepis sibirica	»	КК	»	20—25	С (В)
Saussurea latifolia	»	КК	»	30—35	С (В)
Bupleurum longifolium subsp. *aureum*	»	КК	Моно, неявно, поли	10—15, 25—30, 40—45	С, С + В, В (С)
Aegopodium podagraria	»	ДК, Ст	Поли	50—100	В (С)
Безрозеточные (эпикотильные)					
Cacalia hastata	Поликарпик (клоны)	Ст, Кл	Неявно	15—20	С + В
Senecio nemorensis	Поликарпик	Ст	Моно	15—20	С

Примечание. Растение: СК — стержнекорневое, КК — короткокорневищное, ДК — длиннокорневищное, Ст — столонообразующее, Кл — клубнеобразующее; Тип биоморфы: моно — моноцентрический, неявно — неявнополицентрический, поли — полицентрический. Способ размножения: С — семенное, В — вегетативное. В скобках указан факультативный.

на делянки, т. е. при отсутствии конкуренции с другими видами травяного яруса, часть растений зацветали уже на второй год жизни.

В естественных условиях обитания с началом генеративного периода моноподиальный тип нарастания материнского побега сменяется симподиальным. Репродуктивные побеги удлиненные, в их основании имеется зона укороченных междоузлий, несущая чешуевидные листья, а также, нередко, и 2—3 настоящих ассимилирующих листа. В пазухах чешуевидных и «прикорневых» листьев формируются почки возобновления.

Своеобразие вида заключается в образовании у взрослых растений моноциклических озимых, или дициклических побегов (Волкова, Ломоносова, 2001). Отрастание очередных побегов начинается во второй половине лета, из боковых почек в основании годичного побега текущего сезона. К концу вегетационного сезона формируется мощная розетка листьев длиной до 90—100 см, которая зимует под снегом. С началом вегетации весной следующего года розеточные листья отмирают, а верхушечная почка побега реализуется в удлиненный репродуктивный однолетний побег.

Растения отличаются большим запасом почек возобновления — от 2—5 до 10—14 почек на побег. Почти половина из них в текущем вегетационном сезоне трогаются в рост, но только 1—2(3) из них развивают осеннюю розетку листьев, остальные погибают. Нереализованные почки возобновления при формировании корневища становятся спящими и сохраняют жизнеспособность не менее 5—6 лет. Побеги, отрастающие из спящих почек, обычно маломощные, часто отмирают в вегетативном состоянии, тем не менее они вносят вклад в увеличение общей мощности особи, повышая ее конкурентную способность.

Размеры укороченной части годичных побегов, впоследствии входящей в состав корневища, невелики (1.5—3.0 см) и соизмеримы с их диаметрами (2.0—3.5 см), что приводит к формированию мощного, узловатого, одревесневающего корневища с остатками побегов прошлых лет. Корневище слабо разветвленное, по всей длине густо покрыто шнуровидными, деревенеющими придаточными корнями и часто располагается непосредственно в травяной подстилке или незначительно погружено в поверхностный слой почвы.

Анализ структуры многолетних корневищ модельных экземпляров *Cirsium helenioides* показал, что в особо благоприятных для вида условиях обитания (лесные луга) ветвление корневища может усиливаться за счет регулярного отрастания и дальнейшего развития не одного, а 2—3 очередных побегов. В результате корневище взрослого растения может иметь до 5—6 таких ветвей, а сама особь представляет собой более-менее компактную куртину, по периферии которой отрастают очередные побеги, а центральная часть становится оголенной. Отмечено, что в пределах этой площади поселение других видов затруднено. Этому, вероятно, препятствует как сильное одревеснение корневища, расположенного поверхностно, так и затенение со стороны вегетирующих побегов, особенно — мощных осенних розеток. У хорошо развитых генеративных особей число побегов в составе особи достигает 10—15 штук, а площадь, захваченная разветвленным корневищем, может составлять 0.06 м^2 (20 × 30 см). Растения *Cirsium helenioides* подобного облика особенно часто встречаются на заброшенных сенокосных участках и на крупнотравных лугах, периодически (не ежегодно) используемых под сенокосы, т. е. в условиях слабой антропогенной нарушенности сообществ.

Продолжительность существования годичных приростов корневища, по-видимому, не превышает 5—7 лет, после чего они разрушаются. Поэтому уже в средневозрастном генеративном состоянии происходит обособление отдельных ветвей корневища — его партикуляция, которая усиливается в старом генеративном состоянии. Образующиеся при этом 2—3-побеговые партикулы остаются сближенными, образуя относительно компактный клон. Дальнейшее разрушение корневища приводит к формированию рыхлого клона, состоящего из 1—2-побеговых генеративных и субсенильных-сенильных партикул. Постгенеративный период в онтогенезе *Cirsium helenioides* непродолжительный (2—3 года), характеризуется резким снижением мощности побегов, отрастанием побегов пониженной жизненности из спящих почек на корневище.

Анализ морфоструктуры корневищ модельных особей показал также, что на протяжении генеративного периода возможны значительные колебания мощности годичных побегов. В частности, снижение мощности годичных побегов стареющей ветви корневища может сменяться увеличением (что хорошо видно по диаметрам остатков побегов). Вероятно, эти колебания у *Cirsium helenioides* связаны с погодичными изменениями экологических условий разных лет и свидетельствует о мобильности физиологических процессов. Возможно, с этим же связаны результаты эксперимента с посевом семян *C. helenioides* на свободные от травостоя делянки — значительная часть растений зацвела уже на второй год после посева, полное завершение онтогенеза отмечено на 4—5-й год жизни. В естественных условиях обитания продолжительность онтогенеза *Cirsium helenioides* составляет не менее

15—20 лет. На протяжении всего онтогенеза растения сохраняют моноцентрический тип биоморфы (см. таблицу).

Усиление конкурентной устойчивости особей *Cirsium helenioides* достигается за счет активного побегообразования, что приводит к формированию куртин и компактных клонов, в пределах которых поселение других видов затруднено. Максимальной мощности растения достигают в условиях лесных крупнотравных лугов Салаира.

Saussurea latifolia — от двух предыдущих видов отличается тем, что розеточность побегов наблюдается только на начальных этапах онтогенеза, в непродолжительном ювенильном возрастном состоянии, длящемся 2—3 года, реже — до 6 лет. Уже имматурные особи производят только удлиненные сильно олиственные побеги, с укороченной базальной частью, несущей чешуевидные листья и многочисленные почки возобновления. Возврат к розеточности побегов иногда наблюдается в постгенеративном периоде, но чаще, начиная с имматурного возрастного состояния, на протяжении всего онтогенза растения производят только моноциклические удлиненные побеги — вегетативные или репродуктивные (в генеративном периоде онтогенеза).

По форме роста взрослые растения *Saussurea latifolia* сходны с растениями *Cirsium helenioides*.

Запас почек возобновления уже у имматурных растений может составлять до 6 на побег, увеличиваясь в генеративном состоянии до 9—12 на побег. Как и у *Cirsium helenioides*, у *Saussurea latifolia* чаще всего ежегодно реализуется лишь одна из этих почек. Периодически происходит отрастание 2—4-годичных побегов, что приводит к ветвлению корневища, но не сопровождается значительным вегетативным разрастанием особи, так как размеры годичных приростов корневища невелики (0.8—1.5 см). Отдельные ветви корневища сближены в пространстве и образуют компактную структуру, центральная часть которой оголена, а по периферии развиваются годичные побеги, образуя куртину.

В составе куртины средневозрастной генеративной особи может насчитываться до 20—25 побегов, а корневище такой куртины занимает площадь до 0.06—0.10 м^2 (25 × 25, 35 × 35 см). В пределах куртин наблюдается несинхронное развитие отдельных ветвей корневища. В куртинах стареющих генеративных особей вычленяются участки, онтогенетически более молодые и более старые. Разрушение соответствующих участков корневища и обособление отдельных его ветвей приводит к образованию более или менее рыхлого клона с 2—3-побеговыми партикулами генеративного и постгенеративного возрастных состояний.

Продолжительность существования годичных приростов корневища *Saussurea latifolia,* по-видимому, больше, чем у *Cirsium helenioides,* достигает 10 лет, поэтому разрушение корневища и распад куртины начинается, очевидно, не ранее, чем на 20—25-й год существования особи, в средневозрастном и старом генеративном состояниях. Абсолютный возраст партикул составляет около 6—8 (до 10) лет. Вегетативное размножение, таким образом, осуществляется в форме старческой партикуляции корневища. Бóльшую часть жизни особь представлена моноцентрическим типом биоморфы и существует в виде компактной куртины с режимом ценотической замкнутости в пределах куртины, что повышает конкурентные преимущества вида в ценозе.

Постгенеративный период непродолжительный — 5—6 лет. Изредка в составе постгенеративных особей появляются дициклические побеги, которые в первый год развития образуют розетку листьев и только на второй год — удлиненный вегетативный годичный побег. Общая продолжительность онтогенеза *S. latifolia* составляет не менее 30—35 лет.

Cacalia hastata и *Senecio nemorensis* относятся к короткокорневищным безрозеточным, или эпикотильным растениям. Развивают побеги двух типов: удлиненные ортотропные ассимилирующие, моноциклические, и короткие гипогеогенные плагиотропные, подземные. В процессе онтогенеза размеры и олиственность ассимилирующих побегов увеличивается («рост с усилением»). По достижении максимума мощности появляются репродуктивные побеги, формирующие соцветия, а после нескольких лет ежегодного цветения способность к репродукции постепенно снижается и утрачивается, наблюдается прогрессирующее снижение мощности очередных годичных побегов.

Cacalia hastata. Оригинальную структуру подземных органов видов рода *Cacalia* L., в том числе и *Cacalia hastata*, впервые описал Е. Л. Любарский (1961). Именно он отметил, что отнесение видов рода *Cacalia* к типичным короткокорневищным растениям не вполне правомочно, поскольку подземный орган растений представлен клубнем, который формируется на верхушке короткого столона — гипогеогенного побега предыдущего года.

Годичный ассимилирующий побег отрастает из верхушечной почки перезимовавшего клубня. Первоначально побег нарастает плагиотропно, затем коленовидно изгибается и выходит на дневную поверхность. На подземной части побега, непосредственно у поверхности почвы и частично в подстилке, формируется зона активного корнеобразования: на протяжении 1.5—3.0 см стебель растения густо покрыт тонкими, короткими всасывающими корешками. В области коленовидного изгиба, реже на плагиотропной части побега, начинается отрастание столонов — коротких гипогеогенных побегов, клубневидно утолщенных на конце. Гипогеогенные побеги положительно геотропны, что приводит к погружению растущего клубня в почву. Молодой клубень увеличивается в размерах, а у его основания формируется кольцо придаточных корней, которые окружают его, как мантией. Эти корни, по-видимому, помимо функции дополнительного питания, выполняют функцию механической защиты верхушечной почки при погружении клубня в почву.

Достигнув определенной глубины, различной у растений разного возрастного состояния и мощности, клубень принимает горизонтальное положение. С этим связано оригинальное расположение придаточных корней на клубне вегетирующего растения — прочные, неразветвленные шнуровидные корни (бывшая «мантия» клубня), довольно плотным чехлом окружают клубень по всей его длине, т. е. располагаются горизонтально, лишь за пределами клубня полого уходят в почву. Такой чехол из придаточных корней, по-видимому, служит дополнительной механической защитой и для почек возобновления, возникающих на клубне, и для гипогеогенных побегов, несущих очередные клубни.

По завершении вегетационного сезона ассимилирующий побег полностью отмирает вместе со своим клубнем; отмирает также и столон, вследствие чего очередной клубень обособляется и в таком виде зимует. На следующий вегетационный сезон из верхушечной почки перезимовавшего клубня отрастает очередной надземный побег. Клубень существует, таким образом, 2 вегетационных сезона, а каждый возникающий побег является однолетним. Растения такого типа относят к «замещающим (возобновляющимся) малолетникам» или к «вегетативным малолетникам» (Ворошилов, 1960). Онтогенез у таких видов складывается из череды ежегодно сменяющих друг друга побегов, у которых наблюдается постепенное нарастание мощности на восходящей ветви онтогенеза и снижение мощности на завершающих этапах.

У растений салаирской популяции *Cacalia hastata* клубень имеет удлиненную, веретенообразную форму. По мере онтогенетического развития вновь образующиеся клубни погружаются на все бóльшую глубину в почву, становятся крупнее, производят все более мощные годичные надземные побеги. У взрослых растений на клубнях появляются почки возобновления, которые, по-видимому, являются резервными. В течение вегетационного сезона эти почки часто трогаются в рост, но часто замирают в развитии, не выходя из почвы. В случае гибели основного побега (из верхушечной почки клубня) эти резервные почки могут реализовываться в надземный ортотропный побег, который в дальнейшем развивается по тому же типу, что и побег из верхушечной почки клубня. Активного столонообразования у *C. hastata* не наблюдается — один побег формирует один столон, и соответственно один клубень, реже два.

По достижении определенной мощности побегов растения вступают в генеративный период онтогенеза. На верхушке ортотропного ассимилирующего побега формируется репродуктивная зона в виде метельчатого соцветия, растения цветут и плодоносят. В условиях крупнотравных лесных лугов репродуктивные, цветущие побеги *C. hastata* достигают высоты 170—200 см, клубень генеративной особи погружен в почву на глубину 10—15 см, имеет размеры 6—8 см в длину, до 1.5—2.0 см в поперечнике, несет 5—6 крупных почек возобновления.

У генеративных особей часть почек возобновления реализуются в надземные побеги, которые чаще остаются вегетативными, но у особо мощных особей способны к цветению. Генеративная особь может развивать от 3 до 5 ассимилирующих побегов и соответственно формировать столько же или более подземных побегов, несущих молодые клубни. У наиболее мощных генеративных растений ортотропные побеги могут формировать не один, а два клубненосных подземных побега. Как следствие, отмирание ассимилирующих побегов по завершении вегетации у таких генеративных растений приводит к образованию гнезда зимующих клубней и в дальнейшем, после их перезимовки, — к образованию клона.

В онтогенезе особей *Cacalia hastata* выделяется непродолжительный постгенеративный период: очередные клубни растений производят только вегетативные ассимилирующие побеги, размеры самих клубней и побегов уменьшаются, прекращается образование почек возобновления на клубнях и отрастание резервных побегов из них.

Формирование клонов у *C. hastata* можно рассматривать как вегетативное размножение особей. Поскольку размеры гипогеогенных побегов у *C. hastata* не превышают 2—3 см, значительного вегетативного разрастания не происходит, образующиеся клоны компактны и существуют как единое целое. Е. Л. Нухимовский (1973) предложил называть подобные клоны «кондивидуумы», а процесс их развития «синонтогенезом».

С момента появления клонов можно говорить о возрастности самих клонов. Если у основного и резервных побегов продолжается рост «с усилением», то такие клоны можно относить к молодым и зрелым. Старение клона можно определить по снижению мощности годичных побегов. У *Cacalia hastata* динамику мощности побегов хорошо видно при сравнении диаметра основания побега текущего года и диаметра проксимального конца клубня (след отмершего гипогеогенного побега прошлого года). В зрелом клоне насчитывается от 20 до 50 особей разного онтогенетического состояния.

У ранее изученного представителя черневого крупнотравья — стержнекорневого полурозеточного растения *Anthriscus sylvestris* — онтогенез также нередко протекает в форме синонтогенеза (Волкова, 2000а).

В черневом подпоясе Салаира *Cacalia hastata* предпочитает хорошо увлажненные экотопы, наиболее обильно встречается на небольших по размеру полянах. Последнее свидетельствует о теневыносливости вида, поскольку лесные поляны небольших размеров на протяжении всего светового дня испытывают затенение со стороны окружающих деревьев. В таких местообитаниях *C. hastata* образует компактные, почти одновидовые куртины размером до 1.5— 2.0 (4.0) м в диам., включающие разновозрастные клоны. В пределах таких клонов и куртин поселение других видов затруднено. Ценотическая замкнутость клонов и куртин *C. hastata* связана, вероятно, не только с сильным затеняющим действием самих растений, но и с их способностью к перехвату влаги в поверхностном слое почвы и подстилки — за счет наличия на ассимилирующих побегах зоны окоренения тонкими всасывающими корешками.

Senecio nemorensis. Онтогенез во многом сходен с онтогенезом *Cacalia hastata*. Растения образуют побеги двух типов: надземные, ассимилирующие — однолетние, ортотропные, и подземные — плагиотропные (гипогеогенные корневища, столоны). Дистальный участок столона несет верхушечную почку и немногочисленные боковые почки возобновления, корнеобразования здесь не происходит. Проксимальный участок несколько утолщен, здесь развиваются придаточные корни и сосредоточены почки возобновления. Гипогеогенные побеги отрастают плагиотропно, развиваются на протяжении всего вегетационного сезона, достигают длины 4—5 (8) см и в таком виде зимуют в приповерхностном слое почвы.

С началом вегетации верхушечная почка перезимовавшего подземного побега реализуется в надземый ортотропный ассимилирующий побег, а из почек проксимального участка начинается отрастание новых гипогеогенных побегов, нередко многочисленных. У взрослых особей запас почек на корневище значителен — до 10. Может наблюдаться одновременное отрастание 4—6 подземных побегов из них, но дальнейшее развитие получает лишь 1, редко 2, остальные быстро отмирают. Растения *Senecio nemorensis* часто остаются однопобеговыми на протяжении всего онтогенеза, что соответствует моноцентрическому типу биоморфы.

Гипогеогенные побеги *Senecio nemorensis* недолговечны, в связи с чем подземная часть растений представлена коротким симподием из 2—3-метамеров, образованых гипогеогенными корневищами предыдущих лет. В этом *S. nemorensis*, так же как и *Cacalia hastata*, напоминает «вегетативные малолетники» Ворошилова (1960): онтогенез представляет собой череду сменяющих друг друга побегов, у которых наблюдаются признаки восходящего, а затем обратного онтогенетического развития.

Интересно, что за пределами черневого подпояса, в сообществах подпояса сосново-лиственничных лесов Салаирского кряжа, у взрослых растений *Senecio nemorensis* отмирание гипогеогенных побегов — без реализации в надземные, ортотропных — менее выражено. У взрослых особей здесь наблюдается одновременное отрастание не одного, а 2—3(4) ортотропных побегов. Дальнейшее развитие каждого из них приводит к вегетативному разрастанию особи, а при недолговечности гипогеогенных корневищ — к вегетативному размножению и формированию относительно рыхлых клонов, чего не наблюдается у *S. nemorensis* в условиях крупнотравных сообществ черневых лесов.

По комплексу экологических условий сообщества подпояса сосново-лиственничных лесов являются более ксерофитными по сравнению с сообществами подпояса черневых лесов, что, возможно, больше соответствует природе вида. В сообществах черневых лесов потенциальная способность *Senecio nemorensis* к вегетативному разрастанию и размножению существует, но не реализуется. Вероятно, в этих условиях *S. nemorensis* занимает свою экологическую нишу менее требовательного к влаге вида. В относительно сухие годы или в более засушливых экотопах *S. nemorensis* получает конкурентное преимущество по сравнению с более влаголюбивыми травами за счет потенциальной способности к вегетативному разрастанию в данных условиях.

Так же, как и у *Cacalia hastata,* у *Senecio nemorensis* наблюдаются постепенное увеличение мощности годичных побегов, увеличение их размеров и облиственности. По достижении определенной мощности побегов растения переходят в генеративное состояние. На верхушке ортотропного побега формируется щитковидное соцветие, растения цветут и плодоносят. На лесных лугах цветущие побеги генеративных особей *Senecio nemorensis* достигают высоты 150—180 см. На нисходящей ветви онтогенеза способность к репродукции утрачивается, мощность побегов снижается. В онтогенезе *S. nemorensis* выделяется также и постгенеративный возрастной период, когда наблюдается появление только вегетативных удлиненных ортотропных побегов.

Абсолютный возраст особей *Senecio nemorensis* составляет 2—3 года. Сравнительный анализ динамики мощности плагиотропных и ортотропных побегов позволяет предположить, что общая продолжительность онтогенеза *S. nemorensis* составляет не менее 15—20 лет (см. таблицу).

Вышеописанные черты онтогенеза и биологии рассмотренных видов характерны для растений, произрастающих в наиболее благоприятных для мезофитов условиях обитания на лесных крупнотравных лугах Салаира в черневом подпоясе. Под пологом крупнотравных осиновых, осиново-пихтовых, пихтовых лесов у всех изученных видов *Asteraceae* снижается мощность и число побегов, число почек возобновления, параметры репродуктивной сферы (число репродуктивных побегов в составе особей, число соцветий на побег). Тип побегов, продолжительность онтогенетических периодов и в целом онтогенеза существенно не меняются.

Для большинства изученных видов *Asteraceae* не характерно вегетативное размножение, поэтому основной способ самоподдержания ценопопуляций этих видов в естественных ценозах — семенной.

Лабораторные опыты и полевые эксперименты показали, что семена *Crepis sibirica* нуждаются в продолжительном периоде покоя и в природе прорастают только весной, в мае. Прорастание семян дружное, полевая всхожесть удовлетворительная — 35 %. В течение вегетационного сезона отпад проростков на экспериментальных делянках составил 30—60 %. К концу вегетации около 20—25 % проростков утрачивают семядольные листья, переходя в более устойчивое, ювенильное состояние. Это характеризует семенное размножение вида как успешное.

Всхожесть семян *Saussurea latifolia* в полевых условиях достигает 70—80 %. Лабораторные эксперименты показали, что для этого вида характерно фракционное прорастание семян, при этом от 10 до 30 % семян прорастают без периода покоя. В естественных условиях обитания всходы появляются уже осенью, а после перезимовывания прорастание семян наблюдается с конца мая до середины августа, с пиком появления всходов в июне. К концу первой декады августа основная масса всходов (80 %) утрачивает семядольные листья и переходит в ювенильное возрастное состояние. Из растений, появившихся осенью (из семян, прорастающих без периода покоя), за период перезимовывания погибает около 20 %.

Без периода покоя прорастают семена *Cirsium helenioides.* В лабораторных условиях прорастание начинается через 3 дня после помещения семян во влажную среду. В течение первой недели прорастает около 50 % семян, к концу второй недели — 100 %. Появление первого настоящего листа на 7—10-й день от прорастания, отмирание семядольных листьев, т. е. переход в ювенильное возрастное состояние, происходит с началом развертывания 3-го листа, через 3—3.5 мес после прорастания. Отпад всходов составил около 60 %.

В полевых условиях около 50 % семян *C. helenioides* прорастает осенью, остальные — весной следующего года. Полевая всхожесть составляет не менее 75 %. При этом и осенью, и весной прорастание семян происходит в 2—3 срока, что хорошо видно по разнице в развитии проростков: одновременно регистрируются проростки, несущие только семядольные листья и проростки, несущие разное число настоящих листьев.

Из растений *Cirsium helenioides*, появившихся осенью, благополучно перезимовывают около 30—40 % особей (переходящих весной в ювенильное возрастное состояние). Среди проростков, появившихся весной, к началу следующей волны возобновления — к августу — погибает 12 % растений. В целом отпад особей *C. helenioides* на стадии проростков составляет не более 50 %, что свидетельствует о достаточно высоких потенциях семенного размножения вида.

Полевая всхожесть семян *Senecio nemorensis* достигает 70 %, отпад среди всходов не превышает 10 %. Лабораторная всхожесть семян не определена.

Получить данные о полевой и лабораторной всхожести семян *Cacalia hastata* не удалось. Вероятно, семена последних двух видов нуждаются в длительном периоде покоя.

Фракционное прорастание семян, наличие семян, не нуждающихся в периоде покоя, хорошая выживаемость молодых растений свидетельствуют о высоких потенциальных возможностях семенного размножения большинства изученных видов *Asteraceae*. В условиях неустойчивой погоды осенью и весной фракционное прорастание семян имеет адаптивное значение, давая определенное преимущество видам.

Потенциальные возможности семенного размножения видов регулируются эколого-фитоценотической обстановкой местообитаний и выражаются в реальной плотности всходов на единицу площади.

Плотность всходов в различных ценопопуляциях *Crepis sibirica* варьирует от 0.1—0.6 до 5.8—10.8 шт./м^2. Не обнаружено четкой зависимости плотности всходов *Crepis sibirica* от режима освещенности или степени задернованности почвы. И лесные крупнотравные луга, и крупнотравные лесные ценозы одинаково благоприятны для семенного размножения этого вида.

Всходы *Cacalia hastata* отмечаются как под пологом леса, так и на лесных лугах и предпочитают хорошо увлажненные местообитания, где отмечаются компактными группами по 5—10 особей. Одно из таких подходящих местообитаний — валеж, покрытый влажными мхами.

Для семенного размножения остальных изучавшихся видов *Asteraceae* благоприятнее условия лесных крупнотравных лугов, где плотность всходов выше, чем под пологом леса.

Плотность всходов *Senecio nemorensis* на лесных лугах составляет 0.1—0.4 шт./м^2, у *Saussurea latifolia* от 0.03—0.08 до 0.1—0.8 шт./м^2 , у *Cirsium helenioides* варьирует от 0.03—0.07 до 2.4—10.0 шт./м^2 , особенно заметно увеличиваясь на заброшенных сенокосах.

В таблице приведены некоторые характеристики всех изучавшихся доминантов. Рассматриваемые виды различаются по типу жизненного цикла, типу биоморфы, характеру подземных органов. При совместном произрастании этих видов в ценозах разнообразие данных характеристик может свидетельствовать о снижении остроты межвидовой конкуренции у этих видов.

Следует отметить, что в пределах одного типа жизненной формы разные виды демонстрируют различные типы адаптаций, арсенал которых достаточно широк. Это и различные виды поливариантности онтогенеза, более свойственные представителям сем. *Apiaceae*, и фракционное прорастание семян, установленное для видов *Asteraceae*, и склонность к формированию куртин у отдельных представителей *Asteraceae*. Адаптации сходного типа обнаруживаются у представителей разных жизненных форм: квазисенильность (*Bupleurum longifolium*, subsp. *aureum*, *Aconitum septentrionale*), онтогенез в форме синонтогенеза (*Anthriscus sylvestris, Cacalia hastata)*. Совокупность биологических адаптаций складывается в «жизненную стратегию» видов (Работнов, 1975).

Заключение

В крупнотравных ценозах черневых лесов Салаирского кряжа изученные виды, основные доминанты травяного яруса, полностью проходят онтогенез, цветут и плодоносят, демонстрируют хорошую всхожесть семян и приживаемость всходов. Это свидетельствует о соответствии экологического режима крупнотравных сообществ биологическим требованиям видов.

Изученные виды *Asteraceae* представлены многолетними поликарпиками с моноцентрическим типом биоморфы. Исключение составляет *Cacalia hastata*, в определенных условиях образующая клоны, близкие к неявнополицентрическому типу биоморфы.

Продолжительность онтогенеза большинства видов *Asteraceae* составляет 15—20 лет, реже — до 30—35 лет у *Saussurea latifolia*, и мало зависит от условий обитания, сохраняясь в пределах средней для вида как под пологом лесных фитоценозов, так и в открытых луговых сообществах.

От ранее изученных доминантов крупнотравья представители сем. *Asteraceae* отличаются меньшей пластичностью онтогенеза. На изменение условий обитания реагируют главным образом изменением морфологических параметров (размеры и олиственность побегов, число соцветий репродуктивных побегов, число побегов в составе особи), т. е. демонстрируют преимущественно морфологическую поливариантность онтогенеза. Для представителей *Apiaceae* более характерна динамическая поливариантность онтогенеза — по темпам развития побегов и особей.

Изученные виды *Asteraceae* характеризуются как мезофиты, но по сравнению с представителями сем. *Apiaceae* отличаются более выраженными экологическими предпочтениями, образуя ряд от теневыносливых видов избыточно увлажненных местообитаний (*Cacalia hastata*) до светолюбивых, относительно засухоустойчивых (*Senecio nemorensis*).

Семена большинства изученных видов *Asteraceae* не нуждаются в периоде покоя и могут прорастать с момента осыпания, осенью, а также после перезимовывания. Фракционное прорастание семян следует рассматривать как один из адаптивных механизмов существования вида в ценозе. Наиболее ярко фракционное прорастание семян демонстрирует *Cirsium helenioides*. У этого вида первая волна появления всходов регистрируется в конце лета и осенью, непосредственно после осыпания созревших семян, на протяжении следующего вегетационного сезона наблюдается еще 2—3 волны появления всходов.

К числу адаптаций, дающих преимущества виду в ценозе, следует отнести лабильность физиологических процессов у *Cirsium helenioides,* о чем свидетельствует динамика мощности годичных побегов. Для этого вида характерны также дициклические побеги, начинающие вегетацию в позднелетний период. *Cirsium helenioides* — один из немногих видов флоры Салаира, способный доминировать в антропогенно нарушенных крупнотравных фитоценозах — на лесных лугах нерегулярного сенокосного использования.

Основная адаптация изученных видов *Asteraceae* заключается в способности к образованию куртин и зарослей, в пределах которых затруднено поселение растений других видов, т. е. создается определенный режим ценотической замкнутости (исключение составляют *Crepis sibirica* и *Senecio nemorensis*). Это повышает конкурентную устойчивость видов в ценозе.

Анализ демографических аспектов существования популяций основных доминантов травяного яруса в черневых лесах, с учетом жизненной стратегии видов, позволит описать принципы существования и причины стабильности крупнотравных ценозов в черневых лесах Салаира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева Л. В., Лащинский Ник. Н. Особенности онтогенеза *Bupleurum aureum* Fisch. в черневых лесах Салаира // Растит. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 3. С. 397—405.

Васильева Л. В. Ценопопуляции володушки золотистой (*Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* Fisch.) в сукцессионном ряду луговых сообществ Салаира // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 1. С. 55—61.

Волкова Л. В. Володушка золотистая *Bupleurum aureum* Fisch. как элемент «коллективного эдификатора» черневого крупнотравья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 14 с.

Волкова Л. В. Стратегия жизни володушки золотистой на Салаире // Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. Новосибирск, 1991. С. 36—53.

Волкова Л. В. Репродуктивная биология володушки золотистой на Салаире. М., 1992. 20 с. Деп. в ВИНИТИ, 09.03.92, № 746-В92.

Волкова Л. В. Влияние экологического и высотного градиента на структуру ценопопуляций реброплодника уральского // Экология. 1993а. № 5. С. 16—23.

Волкова Л. В. Онтогенез и особенности биологии гирчовника татарского. М., 1993б. 13 с. Деп. в ВИНИТИ, 12.03.93, № 584-В93.

Волкова Л. В. Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Сиб. биол. журнал. 1993в. № 4. С. 65—69.

Волкова Л. В. Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 12. С. 1—12.

Волкова Л. В. Ценопопуляции *Aconitum septentrionale* Koell. в черневых лесах Салаирского кряжа // Флора и растительность Алтая. 2000б. Т. 5. Вып. 1. С. 47—52.

Волкова Л. В. Aconitum septentrionale Koell. в черневых лесах Салаирского кряжа // Растит. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 3. С. 34—40.

Волкова Л. В., Ломоносова М. Н. О двух видах рода *Cirsium* Hill. *(Asteraceae)* в Сибири // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 73—78.

Ворошилов В. Н. Ритм развития у растений. М., 1960. 135 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений / Под ред. Т. И. Серебряковой. М., 1983. Ч. 96 с.

Зыков И. В. Факторы высокотравья в горных ландшафтах // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1208—1212.

Иощенко Е. Н., Лащинский Н. Н., мл. Пространственно-возрастная структура древостоев как функция биологии древесных пород // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 63—64.

Иощенко Е. Н., Лащинский Н. Н., мл. Динамика состава и структуры осиново-пихтовых древостоев салаирского кряжа // Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. С. 370—376.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Лащинский Н. Н., мл. Структура черневого высокотравья: Матер. XX Всесоюзн. конф. «Студент и научно-технический прогресс». Новосибирск, 1982. С. 80—85.

Лащинский Н. Н. Восстановительная и возрастная динамика крупнотравных осиновых лесов // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1990. Вып. 2. С. 76—80.

Лащинский Н. Н., Махатков И. Д., Лащинский Н. Н. мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66—69.

Лащинский Н. Н., Иощенко Е. Н. Экосистемы старовозрастной сибирской черневой тайги и их устойчивость // Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем. Красноярск, 1999. С. 102—103.

Любарский Е. К. К изучению биологии и экологии видов рода *Cacalia* L. в Южном Приморье // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 98—102.

Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. № 5. С. 107—120.

Поляков П. П. Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной Предсалаирской полосы. Л., 1934. 64 с. (Тр. СОПС АН ССР. Вып. 13).

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Ронгинская А. В. Динамические процессы в луговых фитоценозах Салаира. Новосибирск, 1988. 159 с.

Ронгинская А. В., Лащинский Н. Н. Сукцессионная и антропогенная динамика крупнотравных полянных сообществ Салаира // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. С. 104—111.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова. М., 1976. 217 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

SUMMARY

Biology of five perennial herbs of *Asteraceae*, namely *Cirsium helenioides*, *Crepis sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, typical in herb layer throughout Salair subnemoral forests (southern West Siberia) was studied. The ontogeny type and duration, pecularities of shoot development and reproduction are described for each species. Biological and ontogenic characteristics to take into account when describing a species «lifestrategy» (from the T. A. Rabotnov's viewpoint) are determined.

Biology of other typical herbs (*Aconitum septentrionale*, species of *Apiaceae*) was studied before. New and published data are compared and generalized here.

УДК 581.526.533 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© В. В. Петровский, Т. М. Королева

ФЛОРА ЛЕСОТУНДРОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ МАЛЫЙ АНЮЙ (АНЮЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

V. V. PETROVSKY, T. M. KOROLEVA. THE FLORA OF FOREST-TUNDRA TERITORIES OF THE MALYI ANYUI RIVER MIDDLE COURSE (ANYUI UPLAND)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: petrovsky@binran.ru, oxyria@gmail.com
Поступила 21.02.2008
Окончательный вариант получен 14.07.2008

Дается характеристика флоры одного из районов Анюйского нагорья — территории, охватывающей бассейн среднего течения р. Малый Анюй вблизи пос. Алискерово. В этом районе проходит северная граница леса. В условиях горного рельефа линия контакта лесных и тундровых сообществ крайне извилиста и захватывает широкую полосу лесотундровых ландшафтов. Соответственно региональная флора этой территории (РФ «Алискерово»), насчитывающая 355 видов сосудистых растений, относящихся к 140 родам и 50 семействам, представляет собой своеобразный комплекс арктических, гипоарктических и бореальных элементов, в разных пропорциях и мозаично распределяющихся в районе. Пограничная биогеографическая ситуация усложняет проведение реальных границ флористических выделов. Авторы попытались провести такое разграничение, используя методику локальных и парциальных флор. Исследованы 2 локальные флоры (ЛФ) и 2 парциальные флоры (ПФ). Различия в составе и структуре последних дают основание для разделения территории РФ «Алискерово» и отнесения большей ее части (южной) к Бореальной флористической области, а северного участка этого региона — к Арктической флористической области.

Ключевые слова: региональные, локальные и парциальные флоры, Анюйское нагорье, флористическое районирование.

Среди районов Западной Чукотки, где в последние десятилетия проводились ботанические исследования, территория Анюйского нагорья может считаться наиболее изученной во флористическом отношении. Составу и особенностям локальных (ЛФ) и региональных флор (РФ) в этом регионе посвящена целая серия публикаций (Заславская, 1982; Петровский, Плиева, 1987; Заславская, Петровский, 1989, и др.), дающая возможность составить представление об общем характере флоры региона и специфике локальных флористических комплексов. В то же время чрезвычайное многообразие экотопов на территории нагорья часто обусловливает неповторимые сочетания флористических элементов на сравнительно небольших пространствах — площадью 300—1500 км^2, соразмерных территориям одной или нескольких локальных флор. В этих условиях исследование каждой новой территории, как правило, полнее раскрывает картину флористического разнообразия, его пространственной дифференциации и уточняет выявленные особенности флоры. На базе этого разнообразия соответственно возникает проблема разделения и разграничения территорий локальных и региональных флор (флористического районирования), а иногда и территорий более крупных флористических выделов.

В летние сезоны 1976—1977 гг. авторам удалось обследовать флору небольшого, преимущественно горного, района, расположенного западнее пос. Алискерово и охватывающего долину р. Малый Анюй, включая нижнее течение ее левого притока — р. Тавремлян, а также водораздел и бассейны правых притоков Малого Анюя — р. Малый Кепервеем и р. Майнгы-Пауктуваам. Южная часть района, включающая левобережную часть долины р. Малый Анюй и низкогорья, обрамляющие долину р. Тавремлян, характеризуется относительно мягкими формами рельефа. Извилистое и многократно разделяющееся на протоки русло р. Малый Анюй имеет абсолютные высотные отметки 260—300 м над ур. м.[1] Ориентированная с севера на юг долина р. Тавремлян к западу и юго-западу переходит в предгорья, представляющие систему невысоких краевых гряд, окаймляющих с востока массив Чуванских (Чуванейских) гор. Вершины этих гряд достигают высоты 600—900 м и, как правило, они безлесны: граница лесных сообществ отмечается здесь на высоте 400—600 м. В целом южная часть изученного района облесена более чем наполовину.

В северной части района преобладает среднегорный рельеф. Эта территория включает в себя восточную часть хр. Хыргоней и западную часть гор Пауктуван. Именно в полосе контакта этих горных образований на высотах 600—1000 м проходит водораздел рек Малый Кепервеем и Майнгы-Пауктуваам. Однако отдельные гребни и вершины в осевой части массивов достигают отметок 1300—1400 м. Южные склоны отрогов хр. Хыргоней, примыкающие к долине р. Малый Анюй, как правило, облесены в своих нижних частях, бóльшая же часть этой северной территории безлесна. Более того, на отметках выше 600 м участки с сомкнутым растительным покровом составляют едва ли 30—40 % от общей площади. Соответственно на обследованной территории преобладают ландшафты горной тундры и горно-долинной лесотундры. Наиболее типичные участки, представляющие эти 2 типа ландшафтов, были обследованы по методике конкретных флор (Толмачев, 1974). В результате исследований получены данные по 2 локальным флорам (ЛФ) в северной и южной частях района — ЛФ «Малый Кепервеем» на севере и ЛФ «Тавремлян» — на юге.

---

[1] Далее в тексте все высотные отметки даются над уровнем моря.

Центром территории (базовой точкой) ЛФ «Малый Кепервеем» принята перевальная часть водораздела р. Малый Кепервеем (верховья ручья Пастбищного) и р. Майнгы-Пауктуваам (верховья ручья Золотистого). Почти всю территорию ЛФ составляют горно-тундровые ландшафты. Лишь в периферийной части отмечаются отдельные участки лесных сообществ в долинах небольших рек (редколесья с *Larix cajanderi*). Сплошной растительный покров отмечается по днищам долин ручьев, в нижних частях склонов, на уступах горных террас и в депрессиях плоских водоразделов. Бóльшая же часть склонов, вершин и гребней поднятий характеризуется преобладанием незадернованного щебнисто-мелкоземистого субстрата, чередующегося с куртинами растительности, образованными мхами, лишайниками и цветковыми растениями. Именно на этих элементах рельефа широко представлены куртинные и пятнистые дриадовые тундры с доминированием *Dryas punctata*. В прирусловой зоне рек и ручьев неширокой полосой размещаются заросли кустарниковых ив *Salix krylovii, S. hastata, S. pulchra.*

Центром территории (базовой точкой) ЛФ « Тавремлян» была избрана устьевая часть долины р. Тавремлян с примыкающей с запада невысокой горной грядой, составляющей восточную окраину массива Чуванских гор. Бóльшую часть территории ЛФ занимает современная долина и древние террасы р. Малый Анюй, почти повсеместно занятые редкостойными лиственничниками. Лишь в депрессиях поймы отмечаются безлесные, нередко заболоченные пространства с кустарниково-осоково-пушицевыми сообществами, где доминируют *Salix pulchra, S. myrtilloides, Betula exilis, Carex stans, Eriophorum vaginatum, E. angustifolium.* На молодых речных аллювиях обычны заросли *Chosenia arbutifolia* и многочисленных ив (*Salix anadyrensis, S. boganidensis, S. krylovii, S. schwerinii*), а также разнообразные луговые группировки. В ландшафтном отношении основная часть территории ЛФ «Тавремлян» может рассматриваться как холмисто-равнинная лесная.

В помещаемом ниже аннотированном списке флоры после названия семейств приводятся названия видов, которые даны по сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987), с некоторыми изменениями по работе Н. А. Секретаревой (2004). Семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке. Присутствие вида в ЛФ «Малый Кепервеем» обозначено цифрой 1, в ЛФ «Тавремлян» — цифрой 2. Далее приводятся данные о встречаемости вида в пределах ЛФ и экологической (и ценотической) приуроченности вида.

Список видов сосудистых растений региональной флоры «Алискерово»

Polypodiaceae: *Woodsia glabella* R.Br. — 1 — очень редко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh — 1 — редко, на уступах скал и щебнистых склонах. *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. — 1, 2 — обычно, среди каменных россыпей, на щебнистых склонах.

***Equisetaceae*:** *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — 1, 2 — нередко, у водотоков, стариц, в сырых поймах. *E. fluviatile* L. — 2 — нечасто, в воде озерков и стариц. *E. scirpoides* Michx. — 1 — нередко, у водотоков, у подножий склонов и скал. *E. variegatum* Schleich — 1, 2 — нередко, на аллювиях ручьев и рек.

***Lycopodiaceae*:** *Lycopodium pungens* (Desv.) La Pyl. — 2 — редко, в зарослях ольховника.

L. selago L. subsp. *arcticum* Tolm. — 1, 2 — редко, в лишайниковых тундрах верхнего пояса гор.

Selaginellaceae: *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron — 1, 2 — обычно, на сухих щебнистых склонах и сухих пойменных террасах.

Pinaceae: *Larix cajanderi* Mayr — 1, 2 — доминирует в лесах и редколесьях до высоты 400—600 м. *Pinus pumila* (Pall.) Regel — 1, 2 — доминирует на сухих щебнистых склонах, образуя местами чистые заросли.

Cupressaceae: *Juniperus sibirica* Burgsd. — 1 — редко, на щебнистых южных склонах.

Sparganiaceae: *Sparganium hyperboreum* Laest. — 2 — нечасто, в озерках поймы.

Poaceae: *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — 1, 2 — обычно, в сухих дренированных местообитаниях — от речных пойм до водоразделов и вершин гребней и сопок. *Alopecurus alpinus* Smith — 1 — нередко, у водотоков и в полосах стока, у снежников. *A. glaucus* Less. — 1, 2 — нередко, на аллювиях ручьев и речек. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. — 1 — обычно, во многих типах травяно-кустарничковых сообществ; 2 — обычно, в поймах и в сухих лиственничниках на склонах и террасах. *A. latifolia* (R.Br.) Griseb. — 1, 2 — нередко, у водотоков и в полосах стока на склонах. *Agrostis anadyrensis* Socz. — 2 — нередко, у водотоков, на аллювиях ручьев и речек. *A. kudoi* Honda — 1, 2 — нечасто, на сухих пойменных террасах. *Calamagrostis holmii* Lange — 1, 2 — в пойменных лесах и в сырых тундрах. *C. langsdorffii* (Link.) Trin. — 2 — нередко, в пойменных лесах и зарослях кустарников. *C. lapponica* (Wahlb.) C. Hartm. — 1, 2 — обычно, на сухих пойменных террасах и на склонах. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — 2 — обычно, в лесах и сырых тундрах. *C. purpurascens* R. Br. — 1, 2 — нечасто, на сухих пойменных террасах и щебнистых склонах. *C. purpurea* (Trin.) Trin. — 1, 2 — нередко, у водотоков и на влажных аллювиях. *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev. — 2 — нередко, на влажных аллювиях. *Trisetum spicatum* (L.) Richt. — 1 — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах, в поймах ручьев; 2 — редко, у водотоков, у подножий склонов. *T. sibiricum* Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. — 1 — редко, на береговых склонах. *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag. — 1 — редко, на южных склонах поднятий, в ксерофитных сообществах; 2 — редко, на пойменных террасах р. М. Анюй. *Koeleria asiatica* Domin — 1 — нередко, на южных склонах и дренированных террасах. *Pleuropogon sabinii* R. Br. — 1, 2 — редко, у водотоков. *Poa alpigena* (Blitt) Lindm. — 1 — обычно, у водотоков, на склонах и пойменных террасах. *P. arctica* R. Br. — 1 — нередко, в травяно-кустарничковых сообществах, от пойм до водоразделов; 2 — нечасто, преимущественно в истоках ручьев. *P. glauca* Vahl — 1, 2 — обычно, на сухих участках пойм, на щебнистых склонах и вершинах. *P. malacantha* Kom. — 1, 2 — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах. *P. palustris* L. — 2 — нечасто, в сырых поймах. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — 1 — нечасто, у водотоков и снежников. *P. pratensis* L. — 1 — нередко, на южных склонах и в поймах ручьев; 2 — обычно, в поймах, у водотоков. *P. sibirica* Roshev. — 1 — нечасто, на южных склонах, у подножий и на уступах скал. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — 2 — нередко, в озерках и старицах поймы. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — 1 — изредка, у снежников и водотоков. *Festuca altaica* Trin. — 1 — нередко, в нижних частях склонов, на пойменных и горных террасах; 2 — нечасто, в сухих лиственничниках и на сухих пойменных террасах. *F. auriculata* Drob. — 1, 2 — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. — 1, 2 — нередко, в лиственничниках, среди кустарников поймы, в разных типах травяно-кустарничковых тундр. *F. hyperborea* Holmen — 1 — редко, у водотоков и в пятнистых тундрах на склонах. *F. viviparoidea* Krajina et Pavlick — 1 — редко, в пятнистых тундрах на высоких водоразделах. *Bromus arcticus* Shear — 1 — редко, на аллювиях ручьев, в нижних частях склонов. *B. pumpellianus* Scribn. — 1 — нередко, на южных склонах, у скал, в поймах ручьев и рек; 2 — обычно, на аллювиях ручьев и рек. *Roegneria confusa* (Roshev.) Nevski — 2 — обычно, на аллювиях рек. *R. hyperarctica* (Polunin) Tzvel. — 1 — очень редко, на уступах и у подножий скал-останцов. *R. jacutensis* (Drob.) Nevski — 1 — нередко, в поймах рек и ручьев. *R. macroura* (Turcz.) Nevski — 1, 2 — нередко, на аллювиях ручьев и рек. *R. scandica* Nevski — 1, 2 — редко, на аллювиях ручьев и на обнажениях коренных пород. *R. villosa* V. Vassil. — 1 — редко, на скалах и сухих щебнистых склонах. *Leymus interior* (Hulten) Tzvel. — 1, 2 — обычно, на аллювиях и пойменных террасах.

Cyperaceae: *Eriophorum angustifolium* Honck. — 1 — нечасто, вдоль водотоков, у озерков, в депрессиях склонов и водоразделов; 2 — обычно, в сырых травяных группировках в депрессиях пойм. *E. brachyantherum* Trasutv. et C. A. Mey. — 2 — редко, в сырых поймах. *E. callitrix* Cham. ex C. A. Mey — 1 — нечасто, в сырых депрессиях и в полосах стока. *E. scheuchzeri* Hoppe — 1, 2 — редко, в сырых депрессиях, на влажных аллювиях. *E. triste* (Th. Fries) Hadac et Love — 1, 2 — редко, в полосах карбонатного стока. *E. vaginatum* L. — 1 — нередко, в плоских ложбинах и депрессиях в верхнем поясе гор; 2 — обычно и обильно, доминирует в кочкарных тундрах и нередко — в травяном ярусе лиственничников. *Baeothrion caespitosum* (L.) A. Dietr. — 2 — нечасто, но местами обильно в депрессиях пойм. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — 1 — нередко, на дренированных склонах и террасах, местами доминирует в дриадовых тундрах; 2 — редко, на сухих речных террасах. *Carex appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey) Kuk. — 2 — нечасто, в сырых поймах рек. *C. atrofusca* Schkuhr. — 1 — редко, в сырых депрессиях и в полосах стока. *C. chordorrhiza* Ehrh. — 1 — редко, в сырых депрессиях, у озерков; 2 — нечасто, но местами обильно в сырых депрессиях пойм. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth — 1, 2 — нечасто, на аллювиях рек и ручьев. *C. glacialis* Mackenz. — 2 — редко, на щебнистых склонах и вершинах. *C. globularis* L. — 2 — обычно, в лиственничниках — на склонах, террасах и плоских вершинах. *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — 1, 2 — редко, у водотоков, в сырых травяных тундрах. *C. holostoma* Drej. — 2 — редко, в сырых депрессиях пойм. *C. lachenalii* Schkuhr. — 1 — нечасто, у водотоков, снежников, у подножий склонов. *C. lugens* H. T. Holm — 1, 2 — обычно, доминирует в бугорковых травяно-кустарниковых тундрах, в редколесьях на склонах и террасах. *C. marina* Dew. — 1 — редко, у водотоков, в сырых депрессиях и в полосах стока. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. — 1, 2 — нередко, в сухих лиственничниках, среди зарослей кедровника, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах. *C. misandra* R. Br. — 1, 2 — редко, в полосах и ложбинах стока. *C. norvegica* Retz. — 2 — очень редко, в пойменных лесах и кустарниково-луговых сообществах. *C. obtusata* Liljebl. — 1 — нередко, на сухих склонах, горных террасах, на скалах. *C. pediformis* C. A. Mey. — 1, 2 — очень редко, на сухих южных склонах, у скал-останцов. *C. podocarpa* R. Br. — 1, 2 — редко, у водотоков, у подножий склонов. *C. rostrata* Stokes — 2 — нечасто, в озерках и старицах поймы. *C. rotundata* Wahlb. — 2 — нечасто, но местами обильно в сырых депрессиях. *C. rupestris* Bell. ex All. — 1, 2 — довольно обычно, на щебнистых склонах и вершинах. *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — 1 — редко, у водотоков; 2 — обычно, в сырых поймах и у водотоков. *C. scirpoidea* Michx. — 1 — редко, на береговых склонах, в полосах стока. *C. stans* Drej. — 1 — нередко, в сырых депрессиях, у водотоков; 2 — обычно, доминирует в сырых осоковых тундрах в пойме, по берегам озерков. *C. supina* Willd. subsp. *spaniocarpa* (Schteud.) Hult. — 1 — редко, у подножий скал-останцов; 2 — очень редко, на сухой террасе р. Малый Анюй. *C. tenuiflora* Wahlenb. — 2 — редко, в сырых поймах. *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Malysch. — 1, 2 — обычно, во влажных лиственничниках, среди зарослей кедровника, в бугорковых травяно-кустарничковых тундрах, у водотоков и снежников. *C. williamsii* Britt — 2 — редко, в сырых тундрах поймы и на горных террасах.

Juncaceae: *Juncus biglumis* L. — 1, 2 — редко в кочкарных и пятнистых тундрах, на сырых аллювиях. *J. castaneus* Smith — 1, 2 — редко, у водотоков. *J. leucochlamys* Zing. — 2 — редко, у водотоков, но местами обильно в колеях зимника. *J. triglumis* L. — 1 — редко, в полосах стока, в сырых депрессиях. *Luzula confusa* Lindb. — 1, 2 — нередко, в щебнистых тундрах на склонах и водоразделах, на горных и пойменных террасах, у скал. *L. multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *kjellmanniana* Tolm. — 2 — нечасто, у водотоков, на влажных аллювиях; 1 — нередко, в травяно-кустарничковых сообществах на склонах и террасах. *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — 1 — нечасто, в пятнистых травяно-кустарничковых тундрах и в полосах стока; 2 — нечасто, у водотоков, в сырых тундрах. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. — 2 — обычно, у водотоков, в сырых травяных тундрах. *L. rufescens* Fisch. — 1, 2 — редко, в поймах, у водотоков. *L. wahlenbergii* Rupr. — 2 — очень редко, у водотоков.

Liliaceae: *Tofieldia coccinea* Richards. — 1 — нечасто, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах и террасах, в полосах стока; 2 — обычно, в лиственничниках и травяных тундрах. *Allium schoenoprasum* L. — 1, 2 — редко, на аллювиях и сухих террасах р. Малый Анюй. *A. strictum* Schrad. — 1 — редко, на южных склонах, у скал. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — 1 — нередко, у снежников, в полосах стока. *Veratrum oxysepalum* Turcz. — 1, 2 — очень редко, в пойме р. Малый Анюй.

Salicaceae: *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. — 2 — обычно, в поймах рек и ручьев. *Salix alaxensis* Covil. — 1, 2 — редко, в поймах рек, на аллювиях ручьев. *S. anadyrensis* Flod. — 1 — нечасто, но местами обильно, в ложбинах, на аллювиях ручьев; 2 — обычно, в поймах и по бортам речных долин; *S. bebbiana* Sarg. — 1 — нечасто, в сухих лиственничниках и зарослях кедровника на южных склонах. *S. boganidensis* Trautv. — 1 — нередко, в долинах ручьев, в подлеске лиственничников на склонах; 2 — обычно, обильно в поймах и вдоль водотоков. *S. fuscescens* Anderss. — 1 — нечасто, в сырых депрессиях пойм, склонов и водоразделов; 2 — обычно, в сырых тундрах, на террасах и в пойме. *S. glauca* L. — 1 — нередко, в подлеске листвягов на склонах, в поймах ручьев. *S. hastata* L. — 1, 2 — обычно, в поймах и у водотоков. *S. krylovii* E. Wolf — 1, 2 — обычно; обильно в лиственничниках и в поймах, по берегам ручьев. *S. myrtilloides* L. — 2 — обычно, в сырых тундрах и лиственничниках по днищам долин. *S. phlebophylla* Anderss. — 1 — обычно и широко: на щебнистых склонах, террасах и водоразделах, часто доминирует в разных типах травяно-кустарничковых тундр; 2 — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах. *S. polaris* Wahlenb. — 1 — нечасто, у снежников и водотоков в верхнем поясе гор. *S. pulchra* Cham. — 1, 2 — обычно, во многих типах местообитаний — от пойм до вершин. *S. recurvigemmis* A. Skvorts. — 1 — нечасто, в полосах стока карбонатных вод. *S. reptans* Rupr. — 1 — сравнительно редко, в сырых тундрах на водоразделах. *S. reticulata* L. — 1 — нечасто, во влажных травяно-кустарничковых тундрах у подножий склонов, на горных террасах, у водотоков и снежников. *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — 1, 2 — обычно, в лиственничниках, зарослях кедровника, в кочкарных и кустарничковых тундрах — на склонах, террасах и в поймах. *S. schwerinii* E. Wolf — 1 — сравнительно редко, на аллювиях рек и ручьев; 2 — обычно, обильно в пойме р. Малый Анюй, где местами образует высокие и густые заросли. *S. sphenophylla* A. Skvorts. — 1, 2 — нечасто, в сухих лиственничниках, на сухих террасах, щебнистых склонах и вершинах. *S. tschuktschorum* A. Skvorts. — 1, 2 — нечасто, на щебнистых склонах и среди каменных россыпей. *Populus tremula* L. — 1 — очень редко, на южных склонах, в форме стланика.

Betulaceae: *Betula exilis* Sukacz. — 1, 2 — обычно и почти повсеместно; доминирует во многих типах тундр и в нижнем ярусе лиственничников. *B. extremiorientalis* Kuzen. et V. Vassil. — 1 — редко, на южных склонах поднятий. *B. middendorffii* Trautv. et C. A. Mey. — 1 — редко, в нижних частях южных склонов; 2 — нередко, в лиственничниках на склонах южных экспозиций; часто отмечаются гибриды с *B. exilis*. *Alnus fruticosa* Rupr. — 2 — обычно, в поймах и на склонах, часто — в лиственничниках.

Polygonaceae: *Oxyria digyna* (L.) Hill. — 1, 2 — редко, у водотоков и у снежников. *Rumex acetosa* L. subsp. *pseudoxyria* Tolm. — 1 — нечасто, у водотоков, снежников, в полосах стока, на аллювиях рек и ручьев. *R. graminifolius* Lamb. s. str. — 2 — нечасто, на аллювиях. *Polygonum bistorta* L. subsp. *plumosum* (Small) Hult. — 1, 2 — редко, у водотоков и во влажных горных тундрах. *P. humifusum* Pall. — 2 — нечасто, но обильно вдоль колеи зимника, изредка — у дорог. *P. laxmannii* Lepech. — 1 — нередко, на щебнистых склонах, гребнях и водоразделах. *P. tripterocarpum* A. Gray — 1, 2 — обычно и широко — от пойм до вершин во многих сообществах. *P. viviparum* L. — 1, 2 — обычно, в поймах, у водотоков, в тундрах верхнего пояса гор.

Chenopodiaceae: *Chenopodium karoi* (Murr) Aellen — 2 — редко, но местами обильно в колеях зимника.

Portulacaceae: *Claytonia acutifolia* Pall. ex Schult. — 1, 2 — обычно, в лиственничниках и влажных тундрах.

Caryophyllaceae: *Stellaria ciliatosepala* Trautv. — 1, 2 — нередко, во многих типах сообществ от пойм до вершин. *S. crassifolia* Ehrh. — 2 — нечасто, на аллювиях рек. *S. fischeriana* Ser. — 1, 2 — нечасто, на аллювиях рек и ручьев. *S. monantha* Hult. — 2 — нечасто, на сухих гривах поймы и на щебнистых склонах. *S. umbellata* Turcz. — 1 — очень редко, у водотоков и снежников. *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. — 1 — нередко, в пятнистых травяно-кустарничковых тундрах на склонах, террасах и водоразделах. *C. maximum* L. — 1 — сравнительно редко, на береговых склонах, у скал. *Minuartia biflora* (L.) Schinz. et Tell. — 1, 2 — редко, на сырых аллювиях рек и ручьев. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — 1 — нередко, в пятнистых и щебнистых тундрах на склонах и водоразделах. *M. obtusiloba* (Rydb.) Hause — 1, 2 — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern. — 1, 2 — нечасто, на сухих пойменных террасах, в пятнистых и щебнистых тундрах. *M. verna* (L.) Hiern. — 1 — нечасто, на южных склонах, у скал, в сухих поймах. *Arenaria capillaris* Poir. — 1, 2 — редко, на щебнистых склонах и вершинах. *A. tschuktschorum* Regel — 1, 2 — обычно, на щебнистых склонах и сухих аллювиях. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — 1 — изредка, в долинах ручьев, среди кустарников. *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeil — 2 — нередко, на влажных аллювиях, в поймах. *Silene repens* Patr. — 1 — нечасто, на южных склонах, у скал и береговых обнажений. *S. stenophylla* Ledeb. — 1, 2 — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах. *Lychnis sibirica* L. subsp. *samojedorum* Sambuk — 1 — очень редко, на скалах-останцах. *Gastrolychnis affinis* (J.Vahl) Tolm. et Kozhan. — 1 — нечасто, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор. *G. apetala* (J. Vahl) Tolm. et Kozhan. — 1 — нечасто, у водотоков, в полосах стока. *Dianthus repens* Willd. — 1 — нередко, на щебнистых склонах и вершинах, в поймах.

Ranunculaceae: *Caltha arctica* R. Br. —1, 2 — обычно, у озер и водотоков, на сырых аллювиях. *Delphinium chamissonis* G. Pritz. ex Walp. — 1 — нечасто, на щебнистых склонах, террасах и гребнях, реже — в поймах. *D. middendorffii* Trautv. — 1 — очень редко, на береговых склонах. *Aconitum productum* Reichenb. — 1 — нередко, у водотоков, у нор сусликов; 2 — редко, у водотоков. *Anemone richardsonii* Hook. — 1 — нередко, в сырых поймах, у водотоков и скал. *A. sibirica* L. — 1, 2 — нередко, в тундрах верхнего пояса гор, реже — в лиственничниках и зарослях кедровника. *Pulsatilla dahurica* (Fisch. ex DC.) Spreng. — 1, 2 — сравнительно редко, на аллювиях рек. *P. multifida* (G. Pritz.) Juz. — 1, 2 — редко, на южных склонах гор и береговых обнажений. *Ranunculus affinis* R. Br. — 1 — нечасто, на южных склонах, в сухих поймах у скал. *R. gmelinii* DC. — 1, 2 — нечасто, у озерков, водотоков, на сырых аллювиях. *R. grayi* Britt. — 1 — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах в верхнем поясе гор. *R. lapponicus* L. — 2 — очень обычен в сырых лиственничниках, в поймах и у водотоков. *R. nivalis* L. — 1 — сравнительно редко, у снежников и водотоков. *R. pygmaeus* Wahlenb. — 1 — нередко, у снежников. *R. sulphureus* C. J. Phipps — 1 — редко, у снежников и водотоков. *Thalictrum alpinum* L. — 1 — обычно и широко: от пойм до водоразделов, в разных типах сообществ.

Papaveraceae: *Papaver hypsipetes* Petrovsky — 1 — редко, у снежников и скал в верхнем поясе гор. *P. detritophilum* Petrovsky — 2 — редко, на сухих пойменных террасах. *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. — 2 — редко, у водотоков и снежников. *P. microcarpum* DC. subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm. — 1 — нечасто, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

Fumariaceae: *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino — 2 — нечасто, на щебнистых склонах. *Corydalis sibirica* Pers. — 1 — очень редко, у дорог и карьеров; по-видимому, заносное.

Brassicaceae: *Eutrema edwardsii* R. Br. — 1, 2 — редко, у водотоков, на сырых аллювиях. *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch. — 1 — нередко, в щебнистых тундрах. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — 1, 2 — нечасто, на теплых щебнисто-суглинистых склонах и дренированных пойменных террасах. *E. hieracifolium* L. — 1 — редко, на южных склонах гор; 2 — очень редко, в пойме р. М. Анюй. *Rorippa barbareifolia* (DC.) Kitag. — 2 — очень редко, на обочинах зимника. *Cardamine bellidifolia* L. — 1, 2 — редко, у водотоков, снежников, в тундрах верхнего пояса гор. *C. hyperborea* O. E. Schulz — 1 — редко, у водотоков, на аллювиях ручьев. *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — 1, 2 — нередко, у водотоков, в сырых депрессиях. *Arabis umbrosa* Turcz. — 2 — редко, на аллювиях рек. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel — 1, 2 — нечасто, в тундрах и листвягах на склонах гор. *Draba arctica* J. Vahl — 2 — очень редко, на скалах-останцах по бортам долины. *D. cinerea* Adams — 1, 2 — редко, на сухих пойменных террасах. *D. fladnizensis* Wulf. — 1 — нечасто, у водотоков, в полосах стока, у снежников. *D. hirta* L. — 1, 2 — редко, на аллювиях и вдоль водотоков. *D. juvenilis* Kom. — 1 — редко, у водотоков, снежников, на влажных аллювиях. *D. lonchocarpa* Rydb. — 1 — редко, на щебнистых склонах и вершинах. *D. nivalis* Liljebl. — 1, 2 — редко, на сухих аллювиях, на щебнистых склонах и вершинах. *D. parvisiliquosa* Tolm. — 1 — редко, на южных склонах, у скал-останцов. *D. pauciflora* R. Br. — 1 — очень редко, в полосах стока и в сырых пятнистых тундрах. *D. pilosa* DC. — 1 — редко, у водотоков и в полосах стока на склонах. *D. pseudopilosa* Pohle — 1 — нередко, в полосах стока и в сырых пятнистых тундрах.

Crassulaceae: *Rhodiola atropurpurea* (Turcz.) Trautv. — 1 — нечасто, в пятнистых тундрах.

Saxifragaceae: *Saxifraga cernua* L. — 1, 2 — нередко, у водотоков, снежников, в сырых поймах. *S. eschscholtzii* Sternb. — 1 — нередко, на скалах, каменистых гребнях гор. *S. foliolosa* R. Br. — 1, 2 — нередко, у водотоков, на влажных аллювиях. *S. funstonii* (Small) Fedde — 1, 2 — нечасто, на сухих пойменных террасах, на щебнистых склонах, вершинах, скалах. *S. hieracifolia* Waldst. et Kitagawa — 1, 2 — очень редко, у водотоков. *S. hirculus* L. — 1 — нечасто, в сырых депрессиях верхнего пояса гор, у водотоков. *S. hyperborea* R. Br. — 1, 2 — редко, у водотоков и снежников. *S. nelsoniana* D. Don — 1, 2 — редко, в сырых листвягах, у водотоков, в сырых поймах. *S. nivalis* L. — 1, 2 — редко, на сухих террасах, в щебнистых тундрах, у скал. *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — 1 — редко, на влажных аллювиях ручьев, у снежников. *S. punctata* L. — 1, 2 — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, редко — в поймах. *S. serpyllifolia* Pursh — 1 — нечасто, но местами обильно в каменистых тундрах верхнего пояса гор. *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith — 1 — редко, у снежников и водотоков, на сырых скалах. *Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky — 1, 2 — очень редко, у водотоков. *C. alternifolium* L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult. — 2 — редко, в сырых депрессиях. *C. tetrandrum* (Lund) Th. Fries — 1 — редко, у скал, у водотоков и снежников.

Grossulariaceae: *Ribes triste* Pall. — 1, 2 — обычно, в поймах, реже — на южных склонах гряд и сопок.

Rosaceae: *Spiraea beauverdiana* Schneid. — 1, 2 — нередко, в сухих поймах на южных склонах долин. *Rubus arcticus* L. — 1, 2 — обычно, в поймах, в листвягах, на береговых склонах. *R. chamaemorus* L. — 1, 2 — обычно, в сырых листвягах и бугорковых тундрах. *Penthaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz — 1, 2 — обычно, в поймах и на южных склонах. *Comarum palustre* L. — 1, 2 — обычно, у озер, водотоков, в сырых депрессиях долин. *Potentilla anachoretica* Sojak — 1 — редко, на уступах скал, на каменистых гребнях. *P. arenosa* (Turcz.) Juz. — 1, 2 — редко, на сухих пойменных террасах и щебнистых южных склонах. *P. crebridens* Juz. — 1, 2 — редко, на сухих пойменных террасах и щебнистых склонах. *P. elegans* Cham. et Schlecht. — 1, 2 — редко, на щебнистых склонах, вершинах, гривах. *P. hyparctica* Malte subsp. *hyparctica* — 1 — нечасто, у водотоков, в пятнистых тундрах. *P. hyparctica* Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — 1 — редко, у снежников. *P. jacutica* Juz. — 1 — очень редко, на сухих южных склонах, у скал. *P. nivea* L. — 1, 2 — редко, на сухих пойменных террасах и щебнистых южных склонах. *P. stipularis* L. — 1, 2 — обычно, на аллювиях и у водотоков. *P. tomentulosa* Jurtz. — 1 — очень редко, на сухих южных склонах, у скал. *P. uniflora* Ledeb. — 1, 2 — нередко, на щебнистых склонах и водоразделах. *Acomastylis rossii* (R. Br.) Green — 1 — редко, у водотоков и снежников. *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle — 1, 2 — очень редко, на щебнистых вершинах. *Dryas grandis* Juz. — 1 — нечасто, на сухих гривах поймы р. Малый Анюй. *D. incisa* Juz. — 1 — обычно и широ́ко: на склонах, террасах и вершинах среднего пояса гор. *D. punctata* Juz. — 1, 2 — обычно, доминирует в кустарничковых тундрах верхнего пояса гор, реже — в сухих лиственничниках и на сухих пойменных террасах. Часто гибридизирует и доминирует в некоторых типах разнотравно-дриадовых тундр вместе с предыдущим видом. *Sanguisorba officinalis* L. — 1, 2 — редко, в поймах рек и ручьев. *Rosa acicularis* Lindl. — 1, 2 — очень обычно, в поймах и на склонах, в лиственничниках и среди зарослей кедровника.

Fabaceae: *Astragalus alpinus* L. — 1, 2 — обычно, в поймах, у водотоков, на аллювиях. *A. frigidus* (L.) A. Gray — 1 — нередко, в поймах рек и ручьев. *A. kolymensis* Jurtz. — 1 — обычно, в щебнистых тундрах на склонах и водоразделах. *A. tugarinovii* Basil. — 1 — редко, на щебнистых склонах, террасах и вершинах. *A. umbellatus* Bunge — 1 — нередко, в полосах стока, на влажных горных террасах. *Oxytropis czukotica* Jurtz. — 1, 2 — нередко, в щебнистых тундрах. *O. maydelliana* Trautv. — 1 — нечасто, на склонах и террасах в разнотравно-дриадовых сообществах. *O. mertensiana* Turcz. — 1 — нечасто, в полосах стока, в сырых пятнистых тундрах. *O. middendorffii* Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky — 1 — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах, на сухих галечниках. *O. ochotensis* Bunge — 1, 2 — нередко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах. *O. vassilczenkoi* Jurtz. — 2 — редко, на дренированных пойменных террасах. *O. vasskovskyi* Jurtz. — 1 — очень редко, на каменистых склонах, на сухих аллювиях. *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — 1, 2 — обычно, в поймах, в лиственничниках, у водотоков.

Callitrichaceae: *Callitriche palustris* L. — 2 — редко, в сырых колеях зимника.

Violaceae: *Viola epipsiloides* A. et D. Love — 1 — нередко, у водотоков, на береговых склонах.

Onagraceae: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. — 1, 2 — нечасто, в поймах и на южных склонах. *C. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange — 1, 2 — обычно, в поймах, у водотоков. *Epilobium davuricum* Fisch ex Hornem. — 1 — редко, в сырых пятнистых тундрах.

Hippuridaceae: *Hippuris vulgaris* L. — 1, 2 — обычно, в воде озерков.

Apiaceae: *Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk. — 1, 2 — нечасто, на сухих террасах и южных склонах. *Phloiodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. ex C. A. Mey) Ledeb. — 1, 2 — очень редко, на сухих пойменных террасах, щебнистых склонах, у скал.

Empetraceae: *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. — 1, 2 — обычно и широко, местами — обильно, в тундрах, в лиственничниках и зарослях кедровника.

Pyrolaceae: *Pyrola rotundifolia* L. — 1, 2 — очень обычно, в лиственничниках, кедровниках, в поймах. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara — 1, 2 — обычно, в лиственничниках и зарослях кустарников.

Ericaceae: *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd ex Steud. — 1, 2 — очень обычно, доминирует в лиственничниках, кедровниках и разных типах травяно-кустарничковых тундр. *Rhododendron parvifolium* Adams — 1, 2 — обычно, в кедровниках, в кустарничковых и бугорковых тундрах верхнего пояса гор. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — 1, 2 — нередко, у водотоков, снежников, в лишайниковых тундрах верхнего пояса гор. *Andromeda polifolia* L. — 2 — обычно, в сырых тундрах и лиственничниках. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. — 2 — обычно, в сырых тундрах поймы и лиственничниках. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — 1, 2 — обычно, на сухих террасах, склонах и вершинах. *A. erythrocarpa* Small — 1, 2 — нечасто, на террасах ручьев и рек. *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — 1, 2 — обычно и обильно, от пойм до водоразделов. *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd) Hult. — 1, 2 — обычно, от пойм до тундр верхнего пояса гор. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. — 2 — редко, в сфагново-моховых лиственничниках.

Diapensiaceae: *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai — 1, 2 — обычно, в щебнистых тундрах.

Primulaceae: *Androsace chamaejasme* Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov — 1, 2 — редко, в зарослях кедровника и в щебнистых тундрах. *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult. — 1 — нередко, на щебнистых склонах и вершинах. *A. septentrionalis* L. — 1, 2 — нередко, на аллювиях рек и на южных склонах поднятий.

Gentianaceae: *Gentiana algida* Pall. — 1 — нечасто, в полосах стока, на влажных горных террасах. *G. barbata* Froel. — 1 — редко, на южных склонах, в полосах стока. *G. glauca* Pall. — 1 — нередко, в долинах ручьев, на береговых склонах, у снежников. *G. tenella* Rottb. — 1 — нередко, на береговых склонах, на влажных аллювиях.

Menyanthaceae: *Menyanthes trifoliata* L. — 2 — редко, в озерках и сырых депрессиях.

Polemoniaceae: *Polemonium boreale* Adams — 1, 2 — нередко, на пойменных террасах и склонах гор. *P. acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — 1, 2 — обычно, у водотоков, в сырых депрессиях.

Boraginaceae: *Eritrichium tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky — 1 — нередко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор. *Myosotis asiatica* (Vesterg.) Schischk. et Serg. — 1 — обычно, местами обильно в травяно-кустарничковых сообществах на склонах и водоразделах.

Lamiaceae: *Dracocephalum palmatum* Steph. ex Willd. — 1, 2 — обычно, на щебнистых южных склонах. *Thymus oxyodontus* Klok. — 1, 2 — обычно, на сухих пойменных террасах и южных склонах.

Scrophulariaceae: *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — 1 — нечасто, у водотоков, в полосах стока и у снежников. *Castilleja yukonis* Pennell — 1 — очень редко, на южных склонах, у скал. *C. rubra* (Drob.) Rebr. — 2 — очень редко, на речных аллювиях. *Pedicularis alopecuroides* Stev. ex Spreng. — 1, 2 — обычно, в щебнистых травяно-кустарничковых тундрах. *P. amoena* Adams ex Stev. — 1, 2 — нечасто, в дриадовых тундрах — от пойм до вершин. *P. labradorica* Wirsing — 1, 2 — обычно, в лиственничниках и в сырых бугорковых тундрах долин. *P. lapponica* L. — 1, 2 — обычно, в лиственничниках и травяно-кустарничковых тундрах. *P. oederi* Vahl — 1 — нередко, у водотоков, в полосах стока. *P. sceptrum-carolinum* L. — 2 — редко, в поймах и у водотоков. *P. sudetica* Willd. subsp. *interioroides* Hult. — 1 — нередко, в пятнистых травяно-кустарничковых тундрах на склонах и водоразделах. *P. sudetica* Willd. subsp. *albolabiata* Hult. — 1, 2 — нечасто, в поймах, у водотоков, в сырых депрессиях склонов и долин.

Orobanchaceae: *Boschnjakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — 2 — редко, в зарослях ольховника.

Lentibulariaceae: *Pinguicula villosa* L. — 2 — обычно, в сырых сфагново-моховых лиственничниках и тундрах. *Utricularia minor* L. — 1 — нечасто, в воде озерков.

Rubiaceae: *Galium boreale* L. — 1, 2 — обычно, в травяных сообществах пойм и подножий склонов. *G. brandegei* Gray — 2 — редко, по берегам озер. *G. densiflorum* Ledeb. — 1, 2 — нередко, в луговых сообществах пойм.

Caprifoliaceae: *Linnaea borealis* L. — 1, 2 — нечасто, в лиственничниках и кустарниковых зарослях в поймах.

Adoxaceae: *Adoxa moschatellina* L. — 1, 2 — в пойменных лесах и у водотоков.

Valerianaceae: *Valeriana capitata* Pall. — 1, 2 — нередко, в травяных тундрах, реже — в лиственничниках и в пойме.

Campanulaceae: *Campanula uniflora* L. — 1 — очень редко, в травяных тундрах верхнего пояса гор.

Asteraceae: *Aster alpinus* L. — 1, 2 — нечасто, на южных склонах гор. *A. sibiricus* L. — 2 — нечасто, на аллювии р. М. Анюй. *Erigeron acris* L. — 1, 2 — редко, на аллювиях ручьев и рек. *E. eriocephalus* J. Vahl — 1 — редко, у снежников и водотоков. *E. humilis* J. Grah. — 1 — нечасто, у снежников и водотоков, на влажных аллювиях. *E. komarovii* Botsch. — 1 — очень редко, в поймах ручьев, у скал. *Antennaria friesiana* Trautv. — 1, 2 — нечасто, у подножий и в нижних частях склонов. *Tanacetum boreale* Fisch. ex DC. — 1, 2 — нередко, на пойменных террасах рек и ручьев. *Artemisia arctica* Less. — 1, 2 — нередко, в травяных группировках пойм и склонов, у водотоков и снежников. *A. borealis* Pall. — 2 — нечасто, на аллювиях рек и ручьев. *A. glomerata* Ledeb. — 2 — нечасто, на щебнистых склонах. *A. furcata* M. B. — 1, 2 — нечасто, в щебнистых тундрах на склонах и водоразделах. *A. kruhsiana* Bess. — 1, 2 — обычно, на сухих пойменных террасах и на склонах гор. *A. leucophylla* (Bess.) Turcz. ex Clarke — 1, 2 — нередко, на аллювиях рек и ручьев. *A. tilesii* Ledeb. — 2 — редко, у водотоков. *Nardosmia glacialis* Ledeb. — 1, 2 — редко, у водотоков, на влажных аллювиях. *N. frigida* (L.) Hook. — 1, 2 — нередко, в поймах и сырых листвягах. *N. gmelinii* Turcz. ex DC. — 1, 2 — обычно, на аллювиях рек и ручьев. *Arnica frigida* C. A. Mey. — 1, 2 — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах. *A. iljinii* (Maguire) Iljin — 1, 2 — нечасто, на пойменных террасах. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. — 1 — нередко, у водотоков, в сырых травяных тундрах. *S. frigidus* (Richards.) Hook. — 1 — нечасто, в полосах стока, у водотоков. *S. integrifolius* (L.) Clairv. — 1 — нередко, на южных склонах, у скал. *S. resedifolius* Less. — 1 — нечасто, в полосах стока, на влажных террасах. *S. tundricola* Tolm. — 1, 2 — нечасто, в травяно-кустарничковых сообществах. *Saussurea tilesii* Ledeb. — 1, 2 — нечасто, в лиственничниках и травяно-кустарничковых тундрах на склонах и в поймах. *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. — 1 — редко, у снежников, на аллювиях ручьев. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. — 1, 2 — нечасто, на пойменных террасах. *T. korjakorum* Charkev. et Tzvel. — 1 — очень редко, на аллювиях ручьев. *T. lateritium* Dahlst. — 1, 2 — редко, на теплых щебнистых склонах, аллювиях. *T. pseudoalaskanum* Jurtz. — 1 — нечасто, у снежников и водотоков. *T. sibiricum* Dahlst. — 1, 2 — редко, у водотоков и снежников. *T. soczavae* Tzvel. — 1 — нередко, на щебнистых склонах и гребнях верхнего пояса гор. *T. zhukovae* Tzvel. — 1 — редко, в поймах ручьев, у подножий склонов. *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. — 1 — нередко, в разных тундрах верхнего пояса гор. *C. nana* Richards. — 1 — нечасто, на щебнистых склонах и вершинах, на аллювиях.

Обсуждение результатов

Всего в ЛФ «Малый Кепервеем» выявлено 304 вида, а в ЛФ « Тавремлян» — 238 видов сосудистых растений. ЛФ « Малый Кепервеем» включает представителей 43 семейств и 118 родов, ЛФ «Тавремлян» — 43 семейств и 114 родов. Поскольку базовые точки (т. е. пункты, из которых радиальными маршрутами проводилась инвентаризация видов на территории ЛФ) двух названных ЛФ отстоят одна от другой всего на 20 км, вполне правомерно рассматривать объединение этих флор как небольшую региональную флору с рабочим названием РФ «Алискерово» — по наименованию ближайшего населенного пункта, отмечаемого на топографических и некоторых географических картах и в справочниках. Соответственно РФ «Алискерово» насчитывает уже 355 видов сосудистых растений. Спектр основных таксономических групп и соотношение географических элементов в региональной и локальных флорах приведены в табл. 1—3. Для сравнительной оценки основных характеристик обсуждаемой региональной флоры в таблицах приведены также показатели ближайших изученных РФ в Анюйском нагорье: РФ «ТЭГГ» (Тополевско-Эломбальская горная группа и в ее составе однотипная с рассматриваемыми горно-тундровая ЛФ «руч. Полярный» — Заславская, Петровский, 1989) и РФ «ВЧАХ» (Восточная часть Анюйского хребта — Петровский, Плиева, 1987). Число видов РФ «Алискерово» вполне сопоставимо с аналогичными показателями двух других сравниваемых РФ. Тенденции увеличения видового разнообразия РФ в лесотундровых районах Анюйского нагорья прослеживаются при продвижении к востоку и с повышением гипсометрического уровня исследуемых территорий (Заславская, Петровский, 1989). Обе эти тенденции наблюдаются и в приводимых нами материалах.

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды во флорах лесотундровых районов Анюйского нагорья

Семейство и род	Региональная флора			Локальная флора		
	ТЭГГ*	Алискерово	ВЧАХ**	М. Кепервеем	Тавремлян	Полярный*
Poaceae	10.5	12.1	10.6	11.5	12.7	7.7
Asteraceae	9.8	10.4	10.8	10.2	9.7	9.0
Cyperaceae	9.5	9.9	10.3	7.9	12.2	10.8
Rosaceae	5.8	6.5	5.2	7.2	6.7	7.2
Caryophyllaceae	7.1	6.3	6.2	6.3	4.6	7.2
Brassicaceae	5.5	5.9	5.4	5.9	5.1	5.0
Salicaceae	6.8	5.6	6.2	5.9	5.5	6.3
Saxifragaceae	3.4	4.2	5.4	5.3	4.2	3.2
Ranunculaceae	4.0	4.0	5.9	4.9	2.9	4.1
Fabaceae	3.7	3.7	3.6	3.9	2.1	3.2
Всего видов в 10 семействах	66.1	68.6	69.6	69.0	65.7	63.7
Carex	27	27	30	18	22	18
Salix	19	19	22	18	14	14
Saxifraga	10	19	17	13	8	7
Draba	7	11	11	10	4	6
Potentilla	6	11	9	11	6	6
Poa	4	8	9	7	5	4
Taraxacum	4	9	9	7	2	1
Pedicularis	8	7	9	7	6	6
Ranunculus	5	7	11	6	2	3
Artemisia	7	7	8	4	7	3
Всего видов во флоре	325	355	387	304	238	221

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 для сравниваемых региональных флор (аббревиатура расшифрована в тексте) приведены скорректированные данные: * — по работе: Заславская, Петровский (1989); ** — по работе: Петровский, Плиева (1987). В графах для семейств дан % от общего числа видов во флоре; для родов приведено абсолютное число видов.

Различия ЛФ «Малый Кепервеем» и «Тавремлян» определяются прежде всего несходством ландшафтов на их территориях. Наличие или отсутствие в ландшафте таких контрастных элементов, как крутые высокие отроги горной гряды (с отметками около 1000 м) и днища широких речных долин (с отметками 250—300 м), соответственно определяют наличие или отсутствие больших групп видов, связанных с комплексом местообитаний, присущих каждому из элементов рельефа. Вследствие этого только на холмисто-низкогорной территории ЛФ «Тавремлян», включающей выровненную и местами весьма широкую долину р. Малый Анюй, встречаются такие бореальные виды, как *Equisetum fluviatile, Roegneria confusa, Carex globularis, C. rostrata, Salix myrtilloides, Chosenia arbutifolia, Castilleja rubra, Pedicularis sceptrum-carolinum, Utricularia minor, Galium brandegei.* И в то же время только на среднегорной территории ЛФ «Малый Кепервеем» отмечаются многие арктические и арктоальпийские виды, в числе которых можно назвать *Poa paucispicula, Phippsia algida, Festuca hyperborea, Eriophorum callitrix, Salix reptans, Lloydia serotina, Stellaria umbellata, Ranunculus pygmaeus, R. grayi, Papaver hypsipetes, Cardamine hyperborea, Draba fladnizensis, D. lonchocarpa, Saxifraga eschscholtzii, S. tenuis, Potentilla anachoretica, Acomastylis rossii, Astragalus umbellatus, Oxytropis mertensiana, Gentiana algida, Eritrichium tschuktschorum, Lagotis minor, Campanula uniflora, Eri-*

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтных географических фракций и групп во флорах лесотундровых районов Анюйского нагорья

Широтная географическая фракция и группа	Локальная флора		Региональная флора			Парциальная флора	
	М. Кеперveем	Тавремлян	Алискерово	ТЭГГ*	ВЧАХ**	М. Кепервеем	
						север	юг
Арктическая фракция:	145 (47.7)	82 (34.6)	156 (44.2)	121 (37.3)	184 (47.6)	145 (50.0)	101 (38.8)
Группы: Арктическая	17 (5.6)	8 (3.4)	19 (5.4)	8 (2.5)	34 (8.8)		
Метаарктическая	67 (22.0)	32 (13.5)	72 (20.4)	51 (15.7)	73 (18.9)		
Арктоальпийская	61 (20.1)	42 (17.7)	65 (18.4)	62 (19.1)	77 (19.9)		
Гипоарктическая фракция:	87 (28.6)	79 (32.9)	105 (29.3)	93 (28.6)	110 (28.4)	87 (30.0)	87 (33.4)
Группы: Гипоарктическая	33 (10.8)	28 (11.4)	39 (10.7)	37 (11.4)	41 (10.6)		
Гипоарктомонтанная	54 (17.8)	51 (21.5)	66 (18.6)	56 (17.2)	69 (17.8)		
Бореальная фракция:	72 (23.7)	77 (32.5)	94 (26.5)	111 (34.1)	93 (24.0)	58 (20.0)	72 (27.8)
Группы: Арктобореальная	49 (16.1)	46 (19.4)	56 (15.8)	58 (17.8)	57 (14.7)		
Бореальная	23 (7.6)	31 (13.1)	38 (10.7)	53 (16.3)	36 (9.3)		
Всего видов во флоре:	304 (100.0)	238 (100.0)	355 (100.0)	325 (100.0)	387 (100.0)	290 (100.0)	260 (100.0)

Примечание. Здесь и в табл. 3 названия фракций и групп даны по работе Б. А. Юрцева с соавт. (1979). В графах приведено абсолютное число видов, в скобках — % от общего числа видов во флоре.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение долготных географических групп во флорах лесотундровых районов Анюйского нагорья

Долготная географическая группа	Локальная флора		Региональная флора		
	М. Кепервеем	Тавремлян	Алискерово	ТЭГГ*	ВЧАХ**
Циркумполярная	101 (33.2)	90 (37.9)	125 (35.3)	116 (35.7)	148 (38.2)
Восточносибирско-западноамериканская	38 (12.5)	28 (11.8)	42 (11.9)	33 (10.2)	43 (11.1)
Восточносибирская	33 (10.9)	29 (11.8)	38 (10.5)	41 (12.6)	41 (10.6)
Евразиатско-западноамериканская	20 (6.6)	16 (6.8)	24 (6.8)	22 (6.8)	25 (6.5)
Чукотско-западноамериканская	18 (5.9)	10 (4.2)	19 (5.4)	11 (3.4)	22 (5.7)
Сибирско-западноамериканская	18 (5.9)	12 (5.1)	19 (5.4)	18 (5.5)	19 (4.9)
Сибирско-американская	16 (5.3)	16 (6.8)	19 (5.4)	21 (6.5)	18 (4.7)
Евразиатская	14 (4.6)	9 (3.8)	17 (4.8)	17 (5.2)	12 (3.1)
Сибирская	16 (5.3)	9 (3.8)	17 (4.8)	11 (3.4)	17 (4.4)
Чукотская	13 (4.3)	8 (3.4)	16 (4.5)	20 (6.2)	21 (5.4)
Восточносибирско-американская	12 (3.9)	10 (4.2)	13 (3.6)	14 (4.3)	14 (3.6)
Чукотско-американская	2 (0.7)	1 (0.4)	3 (0.8)	0	3 (0.8)
Чукотско-американо-европейская	3 (0.9)	0	3 (0.8)	1 (0.8)	4 (1.0)
Всего видов во флоре	304 (100.0)	238 (100.0)	355 (100.0)	325 (100.0)	387 (100.0)

geron humilis, Taraxacum arcticum, T. pseudoalascanum, T. soczavae. Естественно, что разнообразие экотопов на территории ЛФ «Малый Кепервеем» намного превосходит таковое в районе ЛФ « Тавремлян». Этим, по-видимому, определяется и относительное богатство горной ЛФ «Малый Кепервеем» по сравнению с горно-долинной ЛФ «Тавремлян». Однообразие и монотонность долинных экотопов определяет адекватное однообразие парциальных флор и, в конечном счете, сравнительную бедность горно-долинной флоры. Относительное богатство ЛФ «Малый Кепервеем» (по сравнению с ЛФ «Тавремлян») практически определяется присутствием в ней «дополнительных» 60 видов, принадлежащих исключительно к арктической широтной фракции и включающих арктические, метаарктические и арктоальпийские виды. Значительная расчлененность рельефа на территории ЛФ «Малый Кепервеем» обусловливает многообразие экотопов даже на небольших площадях.

Сходная картина качественных и количественных различий локальных флор наблюдается и на других лесотундровых территориях в Анюйском нагорье (Петровский, Плиева, 1987; Заславская, Петровский, 1989). Это сходство отчетливо иллюстрируется показателями, приведенными в табл. 1—3. Соотношение широтных географических элементов в сравниваемых ЛФ указывает на значительное преобладание видов арктических над бореальными в ЛФ «Малый Кепервеем» (47.7 % против 23.7 %). Соответственно эта ЛФ должна быть отнесена к флорам арктического типа. В смежной ЛФ «Тавремлян» ни одна из широтных фракций не имеет заметного перевеса, и она может рассматриваться как пример «классической» гипоарктической флоры, где все 3 широтные фракции представлены почти поровну. По сути дела, включающая обе эти локальные флоры РФ «Алискерово» представляет собой объединение по крайней мере двух флористических комплексов, мозаично размещающихся в полосе контакта лесных, лесотундровых и тундровых сообществ, и по многим аналитическим характеристикам (табл. 1—3) занимает промежуточные позиции между РФ ТЭГГ (Тополевско-Эломбальской горной группы) — территории, расположенной в 75 км западнее пос. Алискерово, и РФ ВЧАХ (Восточной части Анюйского хребта) — района, находящегося в 60—80 км к югу от пос. Алискерово. В табл. 2 наряду с отмеченной выше (и ранее — Заславская, Петровский, 1989) тенденцией возрастания видового разнообразия в РФ при продвижении к Колымо-Анадырскому водоразделу отчетливо прослеживается постепенное увеличение числа и доли видов арктической фракции при одновременном уменьшении числа и доли видов бореальной фракции. Более конкретные отличия РФ фиксируются при сопоставлении видового состава этих флор. Например, к востоку от ТЭГГ уже не встречаются такие виды, как *Gymnocarpium continentale, Elytrigia jacutorum, Salix pseudopentandra, Smilacina trifolia, Vicia macrantha, Lathyrus palustris, Trientalis europaea, Polemonium campanulatum, Lactuca sibirica.* В то же время на этих территориях отмечаются *Poa paucispicula, Bromus arcticus, Salix reptans, Stellaria umbellata, Delphinium chamissonis, Ranunculus grayi, Papaver hypsipetes, Draba lonchocarpa, Saxifraga eschscholtzii, S. porsildiana, S. serpyllifolia, Campanula uniflora, Taraxacum pseudoalaskanum, T. sibiricum, T. soczavae* и другие виды, относящиеся к арктической фракции. Присутствие или отсутствие перечисленных выше видов чаще всего не связано непосредственно с прохождением в данном районе границ их исторических ареалов и, вероятно, определяется современными экологическими факторами, характерными для данной территории. Однако для ряда видов можно предположить, что именно здесь обозначаются пределы их распространения. Вполне вероятно, что отсутствие в РФ «Алискерово» таких видов, как *Silene acaulis, Trollius membranostylis, Beckwithia chamissonis, Luzula unalaschkensis, Taraxacum tamarae*, отмеченных в соседней РФ «ВЧАХ», можно объяснить тем обстоятельством, что западные границы ареалов этих таксонов расположены восточнее территории этой флоры.

Сравнение видового состава РФ «Алискерово» с РФ соседних территорий дает возможность не только выявить реальные причины отсутствия того или иного вида в сравниваемых РФ, но и позволяет прогнозировать нахождение отдельных таксонов в конкретном районе. Так, вполне обоснованно можно предполагать произрастание на территории РФ «Алискерово» *Woodsia ilvensis, Carex canescens, Luzula tundricola, Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella, Corydalis arctica, Saxifraga dahurica, Parnassia palustris, Astragalus schelichovii, Taraxacum macilentum* и ряда других видов, поскольку они неоднократно отмечались в соседних РФ.

Мера сходства видового состава сравниваемых РФ высока (всегда более 60 %) и выражается следующими показателями: для РФ «Алискерово» с РФ ТЭГГ — 68.2 %, для РФ «Алискерово» с РФ ВЧАХ — 69.2, для РФ ТЭГГ с РФ ВЧАХ — 66.4 %. При общем значительном сходстве видового состава и соотношений географических элементов всех 3 региональных флор наблюдаются некоторые различия в их таксономической структуре и в пропорциях географических групп, составляющих эти флоры. Сравнение количественных показателей участия отдельных широтных групп в каждой из РФ выявляет довольно резкое увеличение доли видов арктической фракции в РФ «Алискерово» по сравнению с РФ ТЭГГ. Одновременно наблюдается значительное уменьшение доли и числа видов бореальной фракции. Эти различия наглядно иллюстрируют вектор и тенденцию «арктизации» флор в данном регионе, о которой упоминалось выше. При этом в соответствии с гипсометрическим и топографическим положением территории РФ «Алискерово» параметры аналогичных географических групп и фракций в этой РФ во многих случаях занимают промежуточное положение среди 3 сравниваемых РФ. В то же время в РФ «Алискерово» имеется целая группа видов, отсутствующих в этих двух соседних РФ. Присутствие таких (в основном арктических) видов, как *Trisetum sibi-*

ricum subsp. *litorale, Koeleria asiatica, Phippsia algida, Festuca viviparoidea, Roegneria hyperarctica, Carex marina, Salix reptans, Draba arctica, D. juvenilis, Castilleja yukonis, Erigeron komarovii* составляет позитивное отличие РФ «Алискерово» от двух остальных. Все перечисленные виды (или бóльшая их часть), вероятнее всего, мигрировали в этот район с севера — с территорий осушавшегося шельфа. Но в силу каких-то обстоятельств их продвижение к югу задержалось на этом рубеже. В то же время здесь обнаруживается северный предел распространения таких бореальных таксонов, как *Alopecurus glaucus, Trisetum molle, Roegneria confusa, Populus tremula, Corydalis sibirica, Menyanthes trifoliata, Galium brandegei.* Наличие в составе РФ «Алискерово» таких горных видов, как *Ranunculus grayi, Rhodiola atropurpurea, Eritrichium tschuktschorum, Taraxacum soczavae, T. zhukovae* может служить указанием на проникновение их с востока и северо-востока по горным поднятиям.

Территория РФ «Алискерово» в целом может рассматриваться в ландшафтном отношении как горно-лесотундровая. Но северная безлесная часть этой территории, составляющая почти половину площади района ЛФ «Малый Кепервеем», представляет собой южную окраину обширных тундровых пространств Анюйского нагорья. На этой безлесной территории отмечено 290 видов растений, имеющихся в списке видов ЛФ «Малый Кепервеем», т. е. более 96 % от всей ЛФ. Остальные 4 % этой ЛФ составляют в основном бореальные виды: *Larix cajanderi, Pinus pumila, Luzula rufescens, Salix bebbiana, Pulsatilla dahurica, Ribes triste, Rosa acicularis, Tanacetum boreale* и др. Если рассматривать флору безлесной части района ЛФ «Малый Кепервеем» как **парциальную** флору, то она обладает всеми признаками, характерными для арктических флор Западной Чукотки, и эта безлесная территория при флористическом районировании (разграничении) с полным основанием может быть включена в контур Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978). В то же время южная часть территории ЛФ «Малый Кепервеем», где растительный покров образован чередующимися в пространстве лесными, кустарниковыми и травяно-кустарничковыми сообществами, составляет другую парциальную флору, в которой отсутствуют по крайней мере 44 вида, входящих в арктическую фракцию ЛФ «Малый Кепервеем». Соответственно при таком соотношении широтных фракций (арктическая — 39 %, гипоарктическая — 33, бореальная — 28 %) эта парциальная флора по своим параметрам может быть определена как гипоарктическая. Учитывая также частичную «облесенность» южной части территории ЛФ «Малый Кепервеем», а также наличие на ней таких характерных видов, как *Pinus pumila, Populus tremula, Betula middendorffii, Pulsatilla dahurica, Potentilla jacutica, Oxytropis vasskovskyi, Tanacetum boreale, Artemisia leucophylla*, вполне уместно отнести ее в пределы Анюйской провинции Бореальной флористической области. Таким образом, мы можем предположить, что в данном районе — в полосе контакта тундровых и лесных сообществ — проходит реальная южная граница Арктической флористической области, совпадающая здесь с северной границей лесной растительности (хотя подобное совпадение не является обязательным).

Заключение

Исследованная нами региональная флора «Алискерово» может рассматриваться как пример сложного флористического комплекса, сформировавшегося на границе (в полосе контакта) двух флористических областей — Арктической и Бореальной, где перекрываются (или имеют свои крайние пределы) ареалы значительного числа видов. Именно в обстановке подобной флористической мозаики становится актуальной проблема дифференциации локальных флор и выявления реальных границ флористических выделов разного уровня. Исходя из опыта предыдущих работ и на примере обсуждаемого исследования, можно сделать некоторые заключения.

Мы приходим к выводу, что на территориях, где могут проходить биогеографические рубежи, в том числе ландшафтные (в нашем конкретном случае — северный предел распространения основной лесообразующей породы — *Larix cajanderi*), исследование региональных флор может быть более продуктивным, если на этих пограничных территориях проводится инвентаризация серии локальных флор. В отдельных случаях уместна инвентаризация парциальных флор на уровне ландшафтных выделов. В результате подобных операций, как правило, более точно определяются географические и топографические границы объектов флористики и ботанической географии и одновременно уточняются особенности конкретных флористических комплексов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49583).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая Флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Заславская Т. М. Флора тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с.

Заславская Т. М., Петровский В. В. К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре восточной части Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1448—1459.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А . И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики //Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1 и 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—121; Вып. 6. С. 74—83.

SUMMARY

The forest-tundra subzone in Anyui Upland (Western Chukotka) is represented by relatively wide but very meandering and broken stripe stretching throughout the central parts of the upland from the Kolyma River lower reaches to the Anadyr River basin. The task of revealing boundaries of the floristic units is more complicated in the contact zone of forest and tundra communities, where they are mosaic-alternating in the mountainous relief. Successive and parallel study of a series of local floras is more efficient in such areas; in some cases even the study of partial floras of bigger landscape units (or landscape on a whole) being useful. The application of such a method allows to determine the boundaries of the floristic units and to give correct characteristics of certain floristic complexes. With an example of 2 local floras joined into 1 regional flora in the basin of the Malyi Anyui River middle reaches, it was shown that the area of the regional flora according to a number of features should be divided into 2 parts to be included in 2 different floristic regions: the northern part in the Arctic region and southern one in the Boreal region. Thus, the boundary of the Arctic and Boreal floristic regions stretches throughout the studied regional flora. The studied regional flora comprises 355 vascular plant species belonging to 140 genera and 50 families.

УДК 502.75 (571.6) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© **В. П. Селедец**

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МАТЕРИКОВЫХ И ОСТРОВНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LEYMUS MOLLIS* (*POACEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

V. P. SELEDETS. COMPARATIVE ECOLOGICAL ANALYSIS OF CONTINENTAL AND ISLAND COENOPOPULATIONS OF *LEYMUS MOLLIS* (*POACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Радио, 7
Факс (4232) 31-21-59
E-mail: geogr.@tig.dvo.ru
Поступила 18.02.2008

Сравнительный экологический анализ материковых (Приморский край) и островных (Сахалинская обл.) ценопопуляций *Leymus mollis* (Trin.) Hara (*Poaceae*) проведен с использованием шкал Л. Г. Раменского. Выделены группы факторов: прямодействующие (увлажнение, богатство и засоленность почвы), перераспределяющие (гранулометрический состав почвы, дренаж), динамические (переменность увлажнения, обновляемость почвы, затенение), интегральные (антропотолерантность). Группы факторов ранжированы по степени важности для решения поставленной задачи в конкретной природно-хозяйственной ситуации. Выявлен эффект континентализации экоареалов по мере расселения вида от морских побережий вглубь континента.

Ключевые слова: ценопопуляции, экоареал, экологические шкалы, *Leymus mollis*, Дальний Восток.

В зоне контакта «континент-океан» главной проблемой ботанической географии, экологии и фитоценологии следует признать преодоление экотона глобального масштаба — перехода из континентальной внутренней Азии к территориям с океаническим климатом. Этот вопрос рассмотрен на примере типичных прибрежно-морских, супралиторальных видов сосудистых растений Дальнего Востока России (ДВР). При этом мы рассматриваем не всю флору, а лишь одну таксономическую группу-семейство.

Мятликовые (*Poaceae*). Представители этого семейства распространены во всех природных зонах, в самых разных ландшафтах и растительных сообществах. Имеются все основания считать эту таксономическую группу модельной для флоры ДВР и всей умеренной Восточной Азии, которая на протяжении многих тысяч километров контактирует с Тихим океаном.

Исходя из природно-хозяйственной ситуации и высокой степени изученности модельной таксономической группы объектом исследования взяты островные и материковые ценопопуляции типичного представителя супралиторальной флоры ДВР *Leymus mollis* (Trin.) Hara. Это растения 50—130(150) см выс., с толстым корневищем, обычно голубоватые или сизоватые от воскового налета. Пластинки листьев (5)10—20(30) мм шир., толстые плоские, но при подсыхании всегда вдоль сворачивающиеся, сверху резко ребристые и шероховатые, снизу голые, гладкие, довольно жесткие, 2n = 28. Общее распространение — Япония, северный

Китай, северо-запад Северной Америки. Распространение на ДВР: Анадырско-Пенжинский, Корякский, Охотский, Камчатский, Командорский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Буреинский (близ Комсомольска и ниже по Амуру), Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский и Южно-Курильский флористические районы. Произрастает на приморских береговых валах, песках и галечниках, на приморских лугах, а также по склонам морских террас. *Leymus mollis* (колосняк мягкий) — северопацифический прибрежноморской вид, серийный центрат (рассматриваемые в данной работе ценопопуляции *L. mollis* находятся в центральной части географического ареала вида и приурочены к серийным растительным сообществам), микротермный океанист, субгигрофит, субгалофит (переносит засоление морской водой); кормовое, почвозакрепляющее и техническое растение (Пробатова, 1985; Селедец, 2000).

Материал и методика

Сделано 300 описаний растительности в береговой зоне Японского моря в Приморском крае и 200 описаний в Сахалинской обл., на о-ве Сахалин (табл. 1 и 2). Описание растительности и экологическая оценка местообитаний сделаны по методике Л. Г. Раменского (1971) с использованием региональных экологических шкал (Селедец, 2000; Региональные.., 2003).

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие видов (%) в сообществах с *Leymus mollis* в Приморском крае

Вид	Номер описания														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Agrostis trinii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	—
Allium spirale	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Angelica ursina	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Artemisia gmelinii	—	+	—	—	—	2	1	30	—	—	2	—	+	—	—
A. keiskei	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	+	+	—	—
A. littoricola	—	1	—	—	3	1	2	—	—	5	—	—	—	8	—
A. mandshurica	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. stolonifera	—	—	—	—	—	—	9	—	—	+	—	—	—	—	—
A. sylvicola	—	—	50	—	—	—	—	5	—	+	—	—	—	—	—
Dianhus chinensis	1	3	—	—	1	3	—	—	6	—	—	—	—	3	—
Chelidomum asiatcum	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Chenopodium album	—	+	—	—	—	2	—	—	—	3	—	—	—	—	—
C. viridis	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chorisis repens	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Carex gmelinii	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pumila	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	7	—
Arthraxon langsdorfii	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	+	—
Arundinella hirta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	1	—
Calystegia inflata	—	—	+	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
Cannabis sativa	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Elymus pendulinus	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
E. woroschilowii	—	—	—	—	—	3	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Elytrigia repens	—	—	+	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—
Equisetum arvense	—	—	—	—	—	—	3	—	1	3	—	—	—	—	—
Festuca rubra	—	—	—	—	—	1	—	—	30	10	—	—	—	—	—
Fimbripetalum radians	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Номер описания														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Galium verum	1	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
Geranium dahuricum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
Geum allepicum	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Glehnia littoralis	—	—	—	2	7	—	—	—	—	2	—	—	—	+	—
Heracleum dissectum	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Hierochloë glabra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Humulus scandens	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Koeleria tokiensis	—	—	—	—	—	—	5	—	—	1	—	—	—	—	—
Lathyrus japonicus	5	—	—	—	—	10	9	—	1	—	3	—	—	50	20
Leymus mollis	5	8	+	25	20	20	10	15	5	6	90	80	40	7	60
Lespedeza bicolor	15	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Ligusticum hultenii	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	10	—
Linaria japonica	—	—	—	—	2	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—
Microsteyium nodosum	—	—	—	—	1	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Orostachys malacophylla	+	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plantago camtschatica	3	3	—	—	—	+	+	—	—	2	—	—	—	1	5
Poa skvortzovii	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1	—	—	—	—
Polygonatum odoratum	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
Polygonum aviculare	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Potentilla fragarioides	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Ptarmica alpina	—	+	—	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—
Puccinellia hauptiana	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rosa rugosa	—	—	—	—	—	—	3	—	—	+	—	—	—	—	—
Sagina maxima	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saussurea pulchella	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Scutellaria krasevii	—	1	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
S. ussuriensis	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Senecio pseudoarnica	—	7	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	20
S. vulgaris	—	1	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Setaria glauca	—	+	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Silene foliosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—
Spodiopogon sibiricus	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Sysimbrium loeseli	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taraxacum officinale	—	+	—	—	+	—	+	—	1	+	—	—	—	—	—
Thlaspi arvense	—	—	5	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Thymus semiglaber	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Trifolium repens	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Vicia cracca	+	3	+	—	—	—	20	5	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Номерам описаний в табл. 1 соответствуют следующие ассоциации: 1 — Lespedeza bicolor—Artemisia mandshurica, 2 — Leymus mollis + Senecio pseudoarnica, 3 — Artemisia sylvicola, 4 — Leymus mollis + Chorisis repens, 5 — Leymus mollis + Artemisia littoricola, 6 — Leymus mollis + Glehnia littoralis, 7 — Leymus mollis + Vicia cracca, 8 — Artemisia gmelinii—Leymus mollis, 9—10 — Leymus mollis + Festuca rubra, 11—13 — Leymus mollis, 14 — Lathyrus japonicus, 15 — Leymus mollis + Lathyrus japonicus. Эколого-фитоценологическая характеристика ассоциаций, приведенных в табл. 1: 1 — леспедецевое сообщество с полынью, о-в Попова, бухта Алексеева, скальный обрыв на границе супралиторали; 2 — крестовниково-колосняковое сообщество, о-в Скребцова, приморские скалы; 3 — полынная залежь, с. Мраморное; 4 — колосняковое сообщество, Хасанские р-н, бухта Астафьева, супралитораль; 5 — полынно-вейниковое сообщество на песчано-галечной супралиторали, бухта Астафьева; 6 — глениево-колосняковое сообщество, о-в Скребцова, обрывистые скалы; 7 — виково-колосняковое сообщество на крутом каменистом склоне, г. Владивосток, бухта Тихая; 8 — полынно-колосняковое сообщество, с. Мраморное; 9 — овсяницево-вейниковое сообщество, г. Владивосток, ж.-д. ст. Чайка; 10 — овсяницево-вейниковое сообщество, п-ов Гамова, прибрежная скала; 11 — овсяницевое сообщество, г. Владивосток, ж.-д. ст. Чайка, склон морской террасы; 12—13 — овсяницевое сообщество, окр. пос. Хасан, супралитораль; 14 — чиновое сообщество, бухта Астафьева, супралитораль; 15 — чиново-вейниковая супралитораль, о-в Попова.

ТАБЛИЦА 2

Проективное покрытие видов (%)
в сообществах с *Leymus mollis* на о-ве Сахалин

Вид	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Aconogonon weyrichii	—	+	+	+	+	—	—
Adenophora triphylla	—	1	—	—	—	—	—
Angelica gmelinii	—	—	1	1	—	—	—
Anthriscus sylvestris	—	—	—	—	—	1	—
Arctopoa eminens	1	—	—	80	—	—	—
Arnica sachalinensis	—	—	+	—	5	—	—
Artemisia koidzumii	—	5	5	—	+	—	+
Aruncus dioicus	—	+	+	—	—	—	—
Calamagrostis langsdorfii	1	1	1	+	—	5	+
Campanula langsdorfiana	—	—	—	—	1	—	—
Carex gmelinii	—	1	1	—	—	—	—
Dianthus superbus	—	—	—	—	1	1	—
Elymus dahuricus	+	—	—	—	1	1	—
Equisetum arvense	—	—	—	—	—	—	10
Erigeron kamtschaticus	—	—	—	—	+	—	—
Festuca rubra	—	1	—	—	—	—	—
Fimbripetalum radians	5	1	—	—	—	—	+
Halenia corniculata	—	+	—	—	+	—	—
Hierochloë sachalinensis	—	1	+	—	—	—	—
Impatiens glandulifera	—	—	—	+	—	—	+
Iris setosa	1	—	—	+	—	—	—
Lathyrus japonicus	—	5	—	—	+	50	—
Leonopodium discolor	—	+	+	—	—	1	—
Leymus mollis	5	8	+	10	50	30	80
Legusticum hultenii	1	—	—	—	1	10	+
Pedicularis resupinata	—	+	+	—	+	—	—
Phleum pratense	—	—	—	5	—	—	—
Phragmites australis	5	—	—	—	—	—	—
Plantago camtsehatica	—	—	—	—	—	1	—
Pleurospermum uralense	—	+	+	—	—	—	—
Poa macrocalyx	—	1	1	—	5	—	—
P. palustris	+	—	—	+	1	—	+
Ptarmica speciosa	—	1	1	—	+	—	—
Scutellaria strigillosa	—	+	+	—	—	—	—
Senecio pseudoarnica	—	—	—	3	—	—	—
Sonchus arvensis	—	—	—	+	—	—	+
Thermopsis lupinoides	+	+	+	—	—	—	—
Tilingia ajanensis	—	+	+	—	+	—	—
Trifolium repens	+	1	1	+	1	—	—

Примечание. Номерам описаний в табл. 2 соответствуют следующие ассоциации: 1 — Phragmites australis + Leymus mollis, 2 — Leymus mollis + Lathyrus japonicus, 3 — Artemisia koidzumii, 4 — Arctopoa eminens, 5—7 — Leymus molis. Эколого-фитоценологическая характеристика ассоциаций, приведенных в табл. 2: 1 — тростниковый луг с колосняком на западном побережье о-ва Сахалин в окр. с. Орлово (Углегорский р-н), песчаная приморская дюна; 2 — колосняковое сообщество с чиной японской, о-в Сахалин, Охотское побережье, Макаровский р-н, окрестности ж.-д. станции Тихая, песчаная морская терраса; 3 — приморский разнотравный луг, о-в Сахалин, Макаровский р-н, морская терраса; 4 — арктомятликовое сообщество, о-в Сахалин, ж.-д. ст. Заозёрная, супралитораль; 5 — колосняковое сообщество, о-в Сахалин, пос. Заозёрный, склон морской террасы; 6 — колосняковое сообщество, о-в Сахалин, пос. Яблонный, в 12 км к северу от г. Холмска, песчаный берег р. Яблонная; 7 — колосняковое сообщество, г. Сахалин, г. Корсаков, щебнистый склон к морю.

ТАБЛИЦА 3

Экологическая характеристика сообществ с *Leymus mollis* в Приморском крае

Экологические факторы, ступени шкал	Номер описания														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Увлажнение	49	53	56	59	59	62	63	64	67	65	68	69	72	72	76
Богатство и засоленность почвы	13	5	15	21	9	15	13	13	11	14	14	13	13	16	10
Гранулометрический состав почвы	15	15	6	6	6	15	15	6	6	11	5	7	7	6	6
Дренаж	12	12	5	5	5	12	11	9	11	10	9	5	5	5	5
Антропотолерантность	2	1	5	3	5	6	1	2	4	6	1	3	3	6	4
Переменность увлажнения	11	15	14	11	11	10	15	12	9	11	15	1	1	11	6
Обновляемость почвы	15	3	7	17	17	3	3	7	18	18	18	7	7	17	17
Затенение	7	1	3	1	1	1	1	3	2	1	1	3	3	1	1

Примечание. Номера описаний и их характеристика те же, что и в табл. 1.

Опыт разработки региональных экологических шкал показывает, что такого количества описаний достаточно, если они охватывают все разнообразие местообитаний. Новейшие экологические шкалы (Региональные.., 2003) обладают несомненным преимуществом перед ранее опубликованными: в них учтен экологический ряд температурного режима, или зонального типа тепла. Они были составлены на основе шкалы терморежима Д. Н. Цыганова (1976, 1983) в результате компьютерной обработки геоботанических описаний. Экологическая толерантность разных видов растений основывалась только на влиянии региональных факторов, а оцениваемые экологические градиенты учитывали только специфику местной флоры.

Региональные экологические шкалы разработаны для Среднего Сихотэ-Алиня и для зеленой зоны п-ова Муравьев-Амурский (Приморский край) с учетом материалов, собранных в средней части Северного Сихотэ-Алиня на территории Хабаровского края, а также приведены экологические шкалы, составленные для матери-

ТАБЛИЦА 4

Экологическая характеристика сообществ с *Leymus mollis* на о-ве Сахалин

Экологические факторы, ступени шкал	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Увлажнение	73	73	71	72	68	71	75
Богатство и засоленность почвы	14	12	11	13	9	12	10
Гранулометрический состав почвы	6	5	6	6	14	8	12
Дренаж	2	10	5	5	11	11	11
Антропотолерантность	5	4	4	3	5	3	1
Переменность увлажнения	12	10	10	10	8	9	11
Обновляемость почвы	13	8	16	16	20	18	2
Затенение	3	6	3	3	3	3	3

Примечание. Номера описаний и их характеристика те же, что в табл. 2.

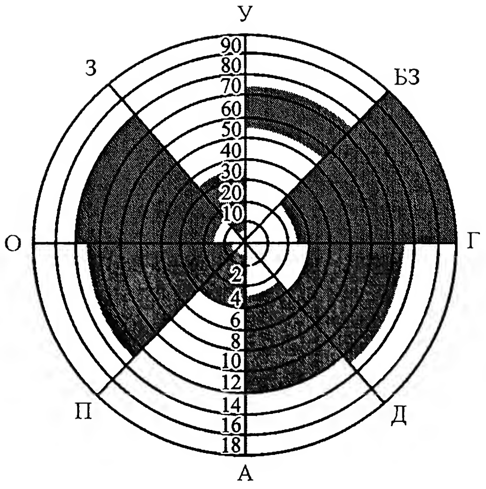


Рис. 1. Экологическая характеристика ценопопуляций *Leymus mollis* в Приморском крае.

У — увлажнение, БЗ — богатство и засоленность почвы, Г — гранулометрический состав почвы, Д — дренаж, А — антропотолерантность, П — переменность увлажнения, О — обновляемость почвы, З — затенение. Оцифровка экологических шкал — как в шкале антропотолерантности, для шкалы увлажнения — самостоятельная.

кового побережья Японского моря и островов залива Петра Великого. Для Сахалинской обл. современные (с учетом температурных режимов) экологические шкалы отсутствуют. Для настоящего исследования использованы ранее опубликованные экологические шкалы (Селедец, 2000). Они отличаются от позднее опубликованных (Региональные.., 2003) отсутствием шкалы — температурный режим (ТР).

Геоботанические описания в таблицах служат для иллюстрации эколого-фитоценотической ситуации в районах исследования и доказательной функции не несут. Последняя возлагается на опубликованные экологические шкалы.

Наиболее соответствующим поставленной задаче уровнем исследования нам представляется сравнительно-экологический ценопопуляционный анализ.

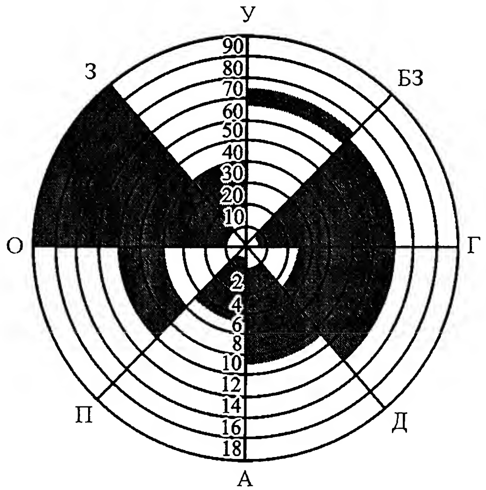


Рис. 2. Экологическая характеристика ценопопуляций *Leymus mollis* на о-ве Сахалин.

Обозначения, как на рис. 1.

Он проведен по нашей методике (Селедец, Пробатова, 2003, 2007; Селедец, 2006). Результаты экологической оценки местообитаний по растительному покрову приведены в табл. 3, 4 и на рис. 1, 2. Названия растений приведены по «Флоре..» (2002, 2006).

Результаты и обсуждение

Проникновение материковых видов на морские побережья — явление давно известное и широко обсуждаемое. При исследовании *Leymus mollis* мы сталкиваемся с феноменом совсем другого типа. Не материковый вид проникает на морские побережья, а типичный прибрежно-морской, супралиторальный вид по долине р. Амур поднимается до г. Комсомольск-на-Амуре.

Представляет интерес проследить, как изменяются экологические характеристики ценопопуляций *L. mollis* при расселении этого вида по территории материка по сравнению с островными ценопопуляциями.

При сравнительном экологическом анализе ценопопуляций одного вида, но с различных территорий, представляется целесообразным рассмотреть три группы экологических факторов: непосредственно действующие (увлажнение, богатство и засоленность почвы), перераспределяющие (гранулометрический состав почвы, дренаж), динамические (переменность увлажнения, обновляемость субстрата, затенение), интегральные (антропотолерантность).

Отношение к этим группам факторов зависит от того, с какой эколого-фитоценотической и таксономической группой растений мы имеем дело, в какой природно-хозяйственной ситуации и какую задачу предстоит решать.

Наша эколого-фитоценотическая группа видов — обитатели супралиторали дальневосточных побережий России. Группа очень своеобразная: практически нигде, кроме узкой приморской полосы, преимущественно в приливно-отливной полосе — супралиторали, где эти виды в большинстве своем имеют эколого-фитоценотический оптимум и где они подвергаются различным природным воздействиям (приливы и отливы, штормовые заплески волн, сгонно-нагонные ветры, частые туманы, резкие смены погоды, неоднозначное влияние океана — летом охлаждающее, зимой — отепляющее, и при этом холодные и теплые течения сильно усложняют и без того непростую погодно-климатическую ситуацию). Антропогенные и техногенные воздействия также очень разнообразны, и воздействие их на растительный покров может быть катастрофическим. Это и заготовка песка и щебня, и строительство портов и причалов и, наоборот, укрепление берегов с помощью различных технических средств и сооружений, но самое массовое и масштабное воздействие — пляжный отдых, рекреация: костры и палатки, вырубленные деревья и кустарники, горы мусора и пищевых отходов.

Из непосредственно действующих факторов увлажнению традиционно уделяется первое место. Сравним по этому показателю островные (Сахалин) и материковые (Приморье) ценопопуляции. Диапазон увлажнения в Приморье (49—76) значительно больше, чем на Сахалине (68—75). Диапазон богатства и засоленности в Приморье (5—16) больше, чем на Сахалине (9—14). Итак, по прямодействующим факторам континентализация экоареалов означает увеличение диапазона действия факторов. Значения перераспределяющих факторов показывают сходную закономерность. Гранулометрический состав почв в Приморье — 5—15, на Сахалине — 5—14. Дренаж в Приморье — 5—12, на Сахалине — 2—11. В обоих случаях амплитуда в Приморье больше, чем на Сахалине.

По динамическим факторам изменчивость в Приморье не всегда больше, чем на Сахалине. Переменность увлажнения в Приморье — 6—15, на Сахалине — 8—12; но обновляемость почвы с 3—18 и 2—20 соответственно, диапазон интенсивности затенения (1—7 и 3—6) в Приморье больше, чем на Сахалине. Принятый нами в качестве интегрального показатель антропотолерантности свидетельствует о том, что устойчивость ценопопуляций *Leymus mollis* к антропогенным воздействиям в Приморье (2—6) несколько выше, чем на Сахалине (1—5). Более детальный анализ показывает, что максимальное значение почти всех факторов в Приморье больше, чем на Сахалине. Больше на Сахалине только интенсивность обновляемости почвы, но это один из островных эффектов, который необходимо принимать во внимание: напряженность геодинамических процессов на островах сказывается сильнее, чем на материке.

Выводы

1. Сравнительный экологический анализ ценопопуляций типичного представителя супралиторальной флоры Северной Пацифики *Leymus mollis* (*Poaceae*) показал, что континентальная часть его экоареала превосходит островную почти по всем экологическим показателям. Этот эффект можно было бы назвать «континентализацией экоареалов», если вкладывать в это понятие только экологическое содержание.

2. Результаты экологической оценки ценопопуляций по обобщающему показателю антропотолерантности свидетельствуют о том, что на материке они занимают более прочные эколого-фитоценотические позиции, чем на островах.

3. Учитывая существенные различия в экологической характеристике материковых и островных ценопопуляций прибрежно-морских видов растений, целесообразно составлять экологические шкалы для каждой биоклиматической зоны отдельно с учетом того обстоятельства, что это может повысить точность экологической оценки территории и повысить эффективность экологического мониторинга.

4. Выявленные закономерности должны учитываться в практике рекреационного использования морских побережий, а также при охране биоразнообразия.

Благодарности

Автор признателен Б. И. Семкину (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН) за консультации по методам визуализации балльных оценок и Н. С. Пробатовой (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) за помощь в идентификации гербарных образцов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пробатова Н. С. Мятликовые — *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.

Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока / Т. А. Комарова, Е. В. Тимощенкова, Н. Б. Прохоренко и др. Владивосток, 2003. 277 с.

Селедец В. П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.

Селедец В. П. Экологические ареалы видов растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток, 2006. Вып. 53. С. 54—100.

Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток, 2003. Вып. 49. С. 172—212.

Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток, 2007. 98 с.

Флора российского Дальнего Востока: Алфавитные указатели к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1—8 (1985—1996) / Под ред. А. Е. Кожевникова и Н. С. Пробатовой. Владивосток, 2002. 180 с.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

SUMMARY

In the Russian Pacific coast, a special combination of vascular plant species occurs in the transitional «land—ocean» zone. As a result of their invasion inland ecological ranges of their coenopopulations are essentially transformed. Such a type of transformation is described for *Leymus mollis* (*Poaceae*) coenopopulations in Sakhalin Island and in the continental coast (Primorie Territory).

УДК 581.526.523 : 581.93 (479.22) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© Н. И. Лачашвили

СООБЩЕСТВА ФОРМАЦИИ REAUMURIETA CISTOIDES ИОРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ (ВОСТОЧНАЯ ГРУЗИЯ)

N. J. LACHASHVILI. REAUMURIETA CISTOIDES FORMATION COMMUNITIES OF THE IORI PLATEAU (EAST GEORGIA)

Тбилисский ботанический сад и институт ботаники
0105 Тбилиси, Коджорское шоссе, 1
Факс (995 32) 98-82-76
E-mail: botanins@gw.acnet.ge
Поступила 10.04.2008

Впервые изучены сообщества формации Reaumurieta cistoides Иорского плоскогорья, расположенного в центральной части Южного Кавказа. Выделены 7 типов фитоценозов. Дана их фитоценотическая характеристика. В 57 геоботанических описаниях было зафиксировано 95 видов сосудистых растений, относящиеся к 70 родам и 30 семействам В формировании сообществ, вместе с кавказскими видами, важнейшую роль играют кавказско- и средиземноморско-переднеазиатские, средиземноморско-переднеазиатско-туранские (или средиземноморско-ирано-туранские) и виды с переднеазиатско-среднеазиатскими ареалами. Нет ни одного собственно средиземноморского вида. 12 видов (12.6 %) эндемичные для Кавказа. Систематическая структура и состав географических элементов указывает на флорогенетические связи с переднеазиатско-туранской флорой. В спектре жизненных форм общее число гемикриптофитов, хамефитов и фанерофитов превышает число терофитов, т. е. преобладают ксерофиты и гемиксерофиты с мощными корневыми системами. Реомюровые сообщества Иорского плоскогорья отнесены к южнокавказскому варианту ирано-туранской фриганоидной растительности.

Ключевые слова: фитоценоз, характерные виды, флора, тип географического ареала, фриганоидная растительность, Reaumurieta cistoides, Южный Кавказ.

Сообщества реомюровой формаций (Reaumurieta cistoides) являются самыми характерными растительными компонентами глинистых бедлендовых экосистем Иорского плоскогорья (Lachashvili, Khachidze, 2005). Данные экосистемы, кроме Иорского плоскогорья, представлены также в южных частях Шекинского нагорья и предгорьях Кабистана (Сахокиа, 1931; Гроссгейм, Сахокиа, 1931; Прилипко, 1970, 1980; Хачидзе, 1985). Типология растительного покрова и флористическая структура этих экосистем изучены слабо. Скудная информация дана в работах А. А. Гроссгейма и М. Ф. Сахокиа (1931), М. Ф. Сахокиа (1931, 1958) при описании растительности Кабистана и Шекинского нагорья, а также в работе М. Н. Хачидзе (1985) о растительности Ширакского плоскогорья и Эльдарской низменности. Новые и относительно подробные данные для Иорского плоскогорья приводятся в работах N. Lachashvili (2004, 2005), N. Lachashvili, M. Khachidze (2005), N. Lachashvili, J. Lachashvili (2006).

Ареал рода *Reaumuria* L. охватывает Восточное Средиземноморье, Западную, Переднюю и Среднюю Азию, а также Кавказ, Западную Сибирь, Монголию и континентальный Китай (Wielgorskaya, 1995; Kubitzki, Bayer, 2003). Вид *R. cistoides*[1] [= *R. alternifolia* (Labill.) Britten (Gagnidze, 2005)] широко распространен в аридных и семиаридных регионах Кавказа. Кроме этого, его ареал охватывает: Малую Азию (Анатолия), Переднюю и частично Среднюю Азию (Горный Туркменистан). На Южном Кавказе он принимает участие в фитоценозах предгорной пустыни и фриганоидной растительности (глинистый комплекс), редко встречается в аридных редколесьях (Сахокиа, 1931, 1958; Гроссгейм, Сахокиа, 1931; Хачидзе, 1985, и др.). *R. cistoides* — хамефит (полукустарник), ксерогалофит.

Иорское плоскогорье расположено в центральной части Южного Кавказа. А. Л. Тахтаджян (1978) относит его к Кавказской провинции, которая входит в циркумбореальную область (бореальное подцарство) голарктического царства. По Р. И. Гагнидзе (2004) оно относится к Восточно-Закавказской (или Иверийской) ботанико-географической провинции субсредиземноморской области древнесредиземноморского царства.

Основные биомы Иорского плоскогорья: степь, аридные редколесья, пустыни, фриганоидная растительность и гемиксерофильные кустарники — шибляк (Хачидзе, 1985; Nakhutsrishvili, 1999; Lachashvili, Khachidze, 2005, и др.).

На Иорском плоскогорье реомюровые сообщества распространены на антиклинальных и моноклинальных грядах юго-восточной части плоскогорья. Рельеф сильно расчлененный, овражный и ложбинный (Маруашвили, 1964; Хачидзе, 1985). Реомюровые фитоценозы развиты на глинистых и глинисто-песчаных бедлендах морского происхождения акчагыло-апшеронского возраста (Церетели, 1971). Встречаются на эрозионных склонах разной экспозиции (чаще южных). Субстрат засоленный, часто содержит гипс.

Климат субтропический со сравнительно холодной зимой и жарким летом. Годовое количество атмосферных осадков (250—400 мм) распределено неравномерно и характеризуется двумя максимумами (весна и осень) и двумя минимумами (лето и зима). Среднегодовая температура воздуха 13—14 °С, среднемесячная температура воздуха самого холодного месяца (январь) в пределах 0 °С, а среднемесячная температура воздуха самого жаркого месяца (июль) 23—24 °С, годовое испарение 900—1000 мм (Атлас.., 1964).

---

[1] Латинские названия растений в тексте и таблицах приводятся по С. К. Черепанову (1995).

Цель нашей работы — изучение структуры сообществ реомюровой формации Иорского плоскогорья, выявление флористического разнообразия и экобиоморфной структуры, а также состава географических элементов флоры и флорогенетических связей реомюровых сообществ Иорского плоскогорья.

Материал и методика

Сбор материала осуществлялся маршрутным методом в течение 1990—2005 гг. Было сделано 57 геоботанических описаний. В зависимости от рельефно-эдафических условий и гомогенности данных сообществ геоботанические описания проводились на площадях разного размера, в основном от 30 до 50 м^2. Общее проективное покрытие фитоценозов и отдельных видов оценивалось визуально. Описания были обобщены в виде таблиц, что стало основой установления фитоценологической структуры и выделения синтаксономических единиц. При выделении растительных сообществ руководствовались традиционными геоботаническими методами (Шенников, 1964; Работнов, 1983; Василевич, 1985). Исходя из того, что сообщества развиты на бедлендах и редко создают сплошной растительный покров, мы воздержались от выделения ассоциаций и ограничились названием тип фитоценоза. Встречаемость видов изучена методами (с некоторыми изменениями) Braun-Blanquet (1964) и В. М. Понятовской (1964). При отнесении видов к типам географических ареалов руководствовались принципами и методами Р. В. Камелина (1973), М. А. Иванишвили (1973), Н. Н. Портениера (2000а, 2000б) и Р. И. Гагнидзе (2004). Жизненные формы выделены на основе классификаций C. Raunkiaer (1934) и И. Г. Серебрякова (1964).

Результаты и обсуждение

Фитоценологическая характеристика реомюровых сообществ Иорского плоскогорья

В пределах реомюровых сообществ Иорского плоскогорья были выделены следующие типы фитоценозов:

1. Reaumuria cistoides + Agropyron pectinatum. Этот тип фитоценоза выделен на основе 6 геоботанических описании. Распространен фрагментарно в Вашлованском заповеднике в ущелье Пантишара 350—400[2] м над ур. м., развит на бедлендах южной и юго-восточной экспозиции (35—40°). Склоны покрыты суглинками, песчаными глинами и осыпью рыхлых песчаников, образовавшихся вследствие выветривания. Поверхность мелко каменистая. Нередко материнские породы песчаников лежат на поверхности. В результате эрозии склоны овражные и ложбинные. Общее проективное покрытие фитоценоза 22—30 %. Проективное покрытие эдификатора *Reaumuria cistoides* низкое — от 7—8 до 12—15 %, а субэдификатора *Agropyron pectinatum* — 6—8 %. Характерные виды: *Amberboa glauca* (встречаемость 100 %, проективное покрытие 1—4 %), *Astrodaucus orientalis*, *Halothamnus glaucus*, *Neotorularia eldarica*, *Lappula barbata*, *Bromus japonicus* (встречаемость каждого из них 100 %), *Stachys fruticulosa* (83.3 %), *Artemisia lerchiana*, *Capparis herbacea*, *Caccinia macranthera*, *Caragana grandiflora*, *Daucus carota* (встречаемость каждого из них 66.6 %), *Zygophyllum fabago* (50 %). Во всех описаниях

---

[2] Здесь и далее приведены высоты над уровнем моря.

ТАБЛИЦА 1

Сводная таблица геоботанических описаний фитоценозов
Reaumuria cistoides + Agropyron pectinatum

Параметры	Номер описания					
	1	2	3	4	5	6
Высота над ур. м. (м)	350	370	360	365	380	400
Крутизна склона	35—40°	35—40°	40—45°	40°	40—45°	35—40°
Экспозиция микро макро	 S.-W. S.-W.	 S.-W. S.-W.	 S.-W. S.-W.	 S.-W. S.-W.	 S. S.-W.	 S.-E. S.-W.
Общее проективное покрытие (%)	25—30	23—28	23—25	25—30	22—25	25—30
Число видов	15	18	16	17	16	15
Виды	Проективное покрытие (%)					
Reaumuria cistoides	15	7—8	8—10	10—15	8—12	12—15
Agropyron pectinatum	7—8	7—8	6—7	7—8	6—8	7—8
Allium rubellum	—	1 инд.	—	—	—	1 инд.
Amberboa glauca	2—3	4—5	+	1—2	+	2—4
Artemisia lerchiana	+	+	—	+	+	—
A. scoparia	—	+	—	+	—	—
Astrodaucus orientalis	+	+	+	+	+	+
Atraphaxis spinosa	—	1 инд.	—	—	—	—
Bromus japonicus	+	+	+	+	+	+
Caccinia macranthera	+	+	—	+	+	—
Capparis herbacea	+	+	—	+	—	+
Caragana grandiflora	+	+	—	+	+	—
Daucus carota	+	+	—	+	—	+
Galium verum	—	—	+	—	—	2 инд.
Halothamnus glaucus	+	+	+	+	+	+
Lappula barbata	+	+	+	+	+	+
Neotorularia eldarica	+	+	+	+	+	+
Pistacia mutica	1 инд.	1 инд.	1 инд.	1 инд.	1 инд.	1 инд.
Prangos ferulacea	—	+	—	—	+	—
Rhamnus pallasii	—	—	1 инд.	—	—	—
Scutellaria orientalis	—	—	+	+	—	—
Stachys fruticulosa	+	—	+	+	+	+
Stipa caspia	—	—	+	—	+	—
Teucrium polium	—	—	+	—	+	—
Zygophyllum fabago	—	—	+	—	+	+

Примечание. Здесь и далее (табл. 2—5): инд. — индивид, S. — Southern (южный), W. — Western (западный), E. — Eastern (восточный), N. — Northern (северный).

были зафиксированы лишь очень молодые единичные экземпляры *Pistacia mutica*. На бедлендах фисташка никогда не достигает зрелого возраста. Постоянное участие всходов и ювенильных индивидов данного вида обусловлено соседством аридных редколесий. Флористический состав небогатый. В отдельных участках в среднем участвует около 16 видов сосудистых растений, а в 6 геоботанических описаниях зафиксировано всего 25 видов (табл. 1). Большинство из них (16 видов, почти 70 %) для данного фитоценоза высококонстантные виды.

2. Reaumuria cistoides + Halothamnus glaucus. Выделен на основе 6 геоботанических описаний. Распространен в Вашлованском заповеднике в ущелье Пантишара

300—450 м. Развит на глинистых бедлендах, иногда с примесью песчаника. Экспозиция южная (30—45°). Распространен фрагментарно, в виде небольших участков (30—50 м^2). Общее проективное покрытие фитоценоза в основном колеблется в пределах 20—30 %. Проективное покрытие эдификатора *Reaumuria cistoides* составляет 10—15 %. Характерные виды: *Halothamnus glaucus*, *Amberboa glauca*, *Neotorularia eldarica* (встречаемость по 100 %), *Capparis herbacea* (83.3 %), *Bromus japonicus*, *Caccinia macranthera*, *Zygophyllum fabago* (по 66.6 %), *Stipa caspia, Astrodaucus orientalis* (по 50 %). В отдельных участках, в среднем, участвует 11.5 видов. По сравнению с предыдущим типом фитоценозов, за счет случайных видов, флористический состав богаче — 32 вида (табл. 2), а доля характерных видов уменьшена.

3. Reaumuria cistoides + Artemisia lerchiana + Agropyron pectinatum + Ferula szowitsiana. Выделен на основе 8 геоботанических описаний. Распространен на антиклинальных грядах юго-восточной части Иорского плоскогорья, которые непосредственно граничат с севера с Эльдарской низменностью, развит в пределах 300—400 м на склонах северной и северо-западной экспозиции (15—40°). Рельеф сильно эрозионный, обрывистый и расчлененный. Субстрат глинистый и суглинистый, засоленный, содержит гипс. Из-за сильной расчлененности рельефа данный тип фитоценозов распространен фрагментарно, в виде небольших участков (50—60 м^2). Общее проективное покрытие варьирует от 40—45 до 60—65 %. Надо отметить, что немалая доля проективного покрытия приходится на эфемеровое растение *Trachynia distachya* (от 10 до 25 %). Проективное покрытие эдификатора *Reaumuria cistoides* — 20—35 %. Характерные виды: *Artemisia lerchiana* (проективное покрытие от 5—7 до 8—12 %), *Agropyron pectinatum* (от 4—5 до 8—10 %) и *Ferula szowitsiana* (4—8 %), а также *Salsola nodulosa, Centaurea ovina* (встречаемость каждого из них 100 %), *Eremurus spectabilis* (75 %), *Prangos ferulacea* (62.5 %). К характерным видам надо отнести также *Astrodaucus orientalis*, *Stachys fruticulosa*, *Scorzonera cana*, *Caccinia macranthera* и *Neotorularia eldarica* (встречаемость каждого из них 50 %), но последние 4 вида встречаются лишь 1—2 экземплярами. Флористический состав фитоценоза очень скудный. На отдельных участках в среднем встречается около 15 видов сосудистых растений, а в 8 геоботанических описаниях зафиксировано всего 23 вида (табл. 3). Однако большинство из них (14 видов, около 61 %) высококонстантные виды.

4. Reaumuria cistoides + Artemisia lerchiana. Выделен на основе 7 геоботанических описаний. Распространение идентично предыдущему типу фитоценоза. Данный тип развит на южных экспозициях с наклоном от 25—30 до 40—45°. Из-за сильной расчлененности рельефа распространен фрагментарно в виде небольших участков (50—60 м^2). Общее проективное покрытие фитоценоза варьирует в пределах 30—40 %. Проективное покрытие эдификатора *Reaumuria cistoides* составляет 20—35 %, а *Artemisia lerchiana* — 7—12 %. По сравнению с предыдущим типом участие эфемера *Trachynia distachya* меньше (4—7 %). Кроме отмеченных видов для данного типа фитоценозов характерны также *Salsola nodulosa*, *Caccinia rauwolfii*, *Centaurea ovina* (встречаемость каждого из них 100 %). 3 вида — *Bupleurum wittmannii*, *Ferula szowitsiana* и *Neotorularia eldarica* — характеризуются средней константностью (встречаемость каждого из них 43 %) и представлены лишь 1—2 экземплярами. Флористический состав весьма бедный. В 7 геоботанических описаниях отмечено 12 видов (табл. 4), из которых 9 (около 75 %) можно отнести к характерным видам. В отдельных участках в среднем участвует 8 видов сосудистых растений.

5. Reaumuria cistoides + Salsola nodulosa + Artemisia lerchiana. Выделен на основе 7 геоботанических описаний. Распространен на антиклинальных грядах южной ча-

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица геоботанических описаний фитоценозов Reaumuria cistoides + Halothamnus glaucus

Параметры	Номер описания					
	1	2	3	4	5	6
Высота над ур. м. (м)	355	350	350	400	360	440
Крутизна склона	40°	35—40°	40—45°	30—35°	35—40°	40—45°
Экспозиция	S.	S.	S.	S.	S.	S.
Общее проективное покрытие (%)	20—25	15—20	25—30	27—30	20—25	20—25
Число видов	12	7	15	16	11	14
Виды	Проективное покрытие (%)					
Reaumuria cistoides	15	10—12	12—15	10—12	10—15	12—15
Amberboa glauca	1—2	+	+	10—15	2—3	1—3
Artemisia caucasica	—	—	+	—	—	—
A. lerchiana	—	—	—	+	—	—
Astrodaucus orientalis	+	—	+	—	+	—
Atraphaxis spinosa	—	+	—	—	—	—
Atriplex tatarica	—	—	—	—	—	2 инд.
Bromus japonicus	+	—	+	+	+	—
Caccinia macranthera	+	—	+	+	+	—
Capparis herbacea	+	+	+	—	+	+
Centaurea amblyolepis	—	—	—	—	—	+
Cephalaria media	—	—	—	—	—	+
Ephedra procera	—	—	+	+	—	—
Euphorbia seguieriana	—	—	—	—	—	2 инд.
Halothamnus glaucus	1—2	2—3	1—2	2—3	1—2	3—4
Hedysarum ibericum	—	—	—	—	—	+
Lagoseris sancta	—	—	—	+	—	—
Lappula barbata	—	—	+	—	+	—
L. spinocarpus	+	—	—	—	—	—
Linum alexeencoanum	—	—	—	—	—	+
Neotorularia eldarica	+	1—2	7—8	+	2—3	+
Noaea mucronata	+	—	—	—	—	—
Prangos ferulacea	—	—	—	+	—	—
Reseda globulosa	—	—	—	—	—	+
Reseda lutea	—	—	+	+	—	—
Salsola nodulosa	—	—	—	+	—	—
Scabiosa rotata	+	—	—	—	—	+
Scorzonera cana	—	—	—	+	—	—
Stachys fruticulosa	—	—	+	—	+	—
Steptorhampus petraeus	—	—	+	+	—	—
Stipa caspia	—	—	+	+	—	+
Zygophyllum fabago	+	+	—	+	+	—

сти Иорского плоскогорья (450—500 м) на склонах глинистых бедлендов (25—40°). В основном развит на склонах северной экспозиции, иногда встречается и на восточных и северо-восточных склонах. Склоны эрозионные, но рельеф слабо расчлененный, иногда эти сообщества встречаются и на волнисто-холмистой местности. Тип распространен фрагментарно в виде небольших участков (50—70 м^2).

ТАБЛИЦА 3

Сводная таблица геоботанических описаний фитоценозов
Reaumuria cistoides + Artemisia lerchiana + Agropyron pectonatum + Ferula szowitsiana

Параметры	Номер описания							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Высота над ур. м. (м)	320	350	370	370	380	400	360	350
Крутизна склона	15—20°	20—25°	30—35°	30—35°	35—40°	25—30°	35—40°	30—35°
Экспозиция микро макро	N. N.	N. N.	N.-W. N.	N. N.	N. N.	N. N.	N.-W. N.	N.-E. N.
Общее проективное покрытие (%)	40—50	50—55	45—55	55—60	55—65	55—65	50—55	55—60
Число видов	11	12	11	12	14	13	15	14
Виды	Проективное покрытие (%)							
Reaumuria cistoides	22—25	20—22	20—25	25—30	25—35	23—28	22—25	25—30
Agropyron pectinatum	4—5	5—6	7—10	5—7	6—8	6—8	5—8	5—7
Artemisia lerchiana	5—7	6—8	7—10	7—10	8—12	8—10	7—10	8—12
Astrodaucus orientalis	—	—	+	+	+	+	—	—
Bellevalia speciosa	—	—	—	—	—	—	+	—
Bupleurum wittmannii	1 инд.	—	—	—	—	2 инд.	2 инд.	—
Caccinia macranthera	—	—	—	+	2 инд.	1инд.	+	—
Centaurea ovina	+	+	+	+	+	+	2 инд.	+
Eremurus spectabilis	+	+	—	+	+	+	—	+
Ferula szowitsiana	5	5	4—5	5—7	5—6	7—8	5—6	5—7
Gagea chlorantha	—	—	—	—	—	—	—	+
Juno caucasica	—	—	—	—	—	—	2 инд.	—
Lagoseria sancta	—	—	+	—	+	—	—	—
Lycium rutyhenicum	+	—	—	—	—	—	—	—
Malabaila dasyabtha	—	—	—	—	—	—	+	+
Neotorularia eldarica	—	2 инд.	—	1 инд.	—	—	1 инд.	+
Prangos ferulacea	—	—	+	+	+	+	+	—
Salsola nodulosa	+	2 инд.	+	+	+	+	2 инд.	+
Scorzonera cana	—	+	2 инд.	—	1 инд.	—	—	+
Stachys fruticulosa	1инд.	2 инд.	—	—	2 инд.	—	—	1 инд.
Stipa caspia	—	+	—	—	—	+	2 инд.	—
Trachynia distachya	10—15	18—20	10—12	13—15	15	20—25	15—20	15—20
Tulipa eichleri	—	—	—	—	—	—	—	+

Общее проективное покрытие 20—30 %, а эдификатора *Reaumuria cistoides* — 10—15 %. Субэдификаторами фитоценоза являются *Salsola nodulusa* (проективное покрытие от 4—5 до 8—10 %) и *Artemisia lerchiana* (от 3—4 до 7—8 %). Характерные виды: *Agropyron pectinatum* (встречаемость 71 %), *Stipa caspia*, *Stachys fruticulosa*, *Poa crispa*, *Tulipa eichleri* и *Iris iberica* (встречаемость 57 %). 2 вида — *Astragalus xiphidium* и *Salsola dendroides* — среднеконстантные (встречаемость 43 %). На отдельных участках в среднем участвует около 12 видов сосудистых растений. Флористический состав по сравнению с другими типами фитоценозов богатый. В 7 геоботанических описаниях зафиксировано 38 видов (табл. 5), из них 12 (около 1/3) можно отнести к характерным видам.

6. Reaumuria cistoides + Salsola nodulosa. Выделен на основе 7 геоботанических описаний. Распространен на юго-восточной окраине Иорского плоскогорья,

ТАБЛИЦА 4

Сводная таблица геоботанических описаний фитоценозов
Reaumuria cistoides + Artemisia lerchiana

Параметры	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Высота над ур. м. (м)	320	350	380	370	370	400	355
Крутизна склона	25—30°	30°	35—40°	30—35°	40—45°	40—45°	25—30°
Экспозиция							
микро	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.-W.
макро	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.
Общее проективное покрытие (%)	30—35	35—40	30—37	30—35	35—40	35—40	30—35
Число видов	8	8	7	7	7	9	10
Виды	Проективное покрытие (%)						
Reaumuria alternifoia	22—25	20—22	20—25	18—23	22—25	22—25	20—25
Artemisia lerchiana	8—10	8—12	7—10	7—8	7—8	8—10	8—10
Bupleurum wittmannii	—	2 инд.	—	—	2 инд.	—	1 инд.
Caccinia macranthera	+	+	+	+	+	+	+
Centaurea ovina	+	+	+	+	+	+	+
Ferula szowitsiana	1 инд.	—	1инд.	—	—	2 инд.	—
Lagoseris sancta	—	—	—	1 инд.	—	1 инд.	—
Neotorularia eldarica	2 инд.	—	—	—	—	1 инд.	2 инд.
Nonea caspia	—	1 инд.	—	—	—	—	2 инд.
Salsola nodulosa	+	+	+	+	+	+	+
Stipa caspia	—	—	—	—	—	—	2 инд.
Trachynia distachya	4—5	6—7	4—5	5—7	6—7	5—7	5—6

в ущелье р. Алазани (150—250 м), на глинистых бедлендах, содержащих гипс. Крутизна склона 30—40°, экспозиция северная и северо-западная. Распространен фрагментарно в виде небольших участков (40—60 м^2). Общее проективное покрытие 15—30 %. В создании фитоценоза принимают участие лишь 2 вида — *Reaumuria cistoides* (проективное покрытие от 10—15 до 20—30 %) и *Salsola nodulosa* (проективное покрытие от 5—7 до 10—15 %). На некоторых участках обилие *R. cistoides* намного превышает обилие *S. nodulosa*, а в ряде случаев их участие почти одинаковое. Встречаются также фитоценозы с доминированием *S. nodulosa* с участием *R. cistoides*, а также микрофитоценозы, созданные только одним из этих видов. Данный тип является одним из самих ксерофитных вариантов реомюровой формации Иорского плоскогорья. По своей структуре он идентичен предгорным пустыням.

7. Reaumuria cistoides + Stachys fruticulosa. Выделен на основе 11 геоботанических описаний. Распространен в ущелье Пантишара (300—450 м) на бедлендах разной экспозиции (15—30°), развит на гребневой части микросклонов на коре выветривания глинистых песчаников, представлен небольшими участками (5—10 м^2). Общее проективное покрытие фитоценоза 20—30 % (15—20 % занимает *Reaumuria cistoides*, а 5—10 % — *Stachys fruticulosa*). Другие виды в этих микрофитоценозах не участвуют (или встречаются очень редко). Нередко наблюдается большое количество всходов *R. cistoides*.

Исходя из вышеизложенного, общей чертой реомюровых типов фитоценозов является низкое проективное покрытие и малая видовая насыщенность. Доволь-

ТАБЛИЦА 5

Сводная таблица геоботанических описаний фитоценозов Reaumuria cistoides + Salsola nodulosa + Artemisia lerchiana

Параметры	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Высота над ур. м. (м)	450	400	400	450	430	500	470
Крутизна склона	25—30°	30—35°	25—30°	20—25°	35—40°	40°	30—35°
Экспозиция	N.	N.	E.	N.-E.	N.	N.	N.-E.
Общее проективное покрытие (%)	20—25	25—30	25—30	28—33	20—25	20—25	23—28
Число видов	12	15	8	11	17	9	13
Виды	Проективное покрытие (%)						
Reaumuria cistoides	10—15	12—15	12—15	15	10—12	10—15	12—15
Acantholimon fominii	—	—	—	—	+	—	—
Agropyron pectinatum	—	+	—	+	+	+	+
Allium rubellum	—	—	—	—	—	+	—
Artemisia lerchiana	7—8	5—6	4—5	5—7	4—5	3—4	6—8
Astragalus asterias	—	—	+	+	—	—	—
A. xiphidium	+	—	—	+	+	—	—
Atraphaxis spinosa	—	—	—	—	+	—	—
Bromus japonicus	—	—	—	—	—	+	—
Capparis herbacea	+	—	—	—	—	—	+
Centaurea solstitialis	—	—	—	—	—	+	—
Chorispora tenella	—	+	—	+	—	—	—
Ephedra distachia	—	—	+	—	—	—	—
Erysimum leptophyllum	—	—	—	+	—	—	—
Gagea fibrosa	—	—	—	—	+	—	—
Helianthemum salicifolium	+	—	—	—	—	—	—
Iris iberica	—	—	+	+	+	—	+
Lepidium vesicarium	+	—	—	—	—	—	+
Limonium meyeri	—	—	—	—	+	—	—
Linum corymbulosum	+	+	—	—	—	—	—
Medicago rigidula		—	—	—	—	+	—
Noaea mucronata	+	—	—	—	—	—	—
Onobrychis komarovii	—	—	—	+	—	—	—
Phleum paniculatum	—	+	—	—	—	—	—
Pistacia mutica	—	1 инд.	—	—	—	—	—
Poa crispa	+	+	—	—	+	—	+
Salsola dendroides	—	+	+	—	—	—	1 инд.
S. ericoides	—	—	—	+	—	—	—
S. nodulusa	4—5	6—8	8—10	7—10	6—8	7—8	5—7
Scutellaria orientals	—	—	—	—	+	—	—
Stachys fruticulosa	—	+	—	+	+	—	+
Stipa caspia	+	+	—	—	+	—	+
Teucrium polium	—	+	—	—	—	—	—
Thymus tiflisiensis	—	+	—	—	—	—	—
Trachynia distachya		—	—	—	—	+	+
Tragopogon tuberosus	+	—	—	—	—	—	—
Tulipa eichleri	—	+	+	+	—	—	1 инд.
Veronica multifida	—	—	—	—	+	—	—

но богато представлены типичные представители пустынной растительности Южного Кавказа (как предгорных глинистых, так и равнинных пустынь): *Salsola nodulosa*, *S. dendroides*, *S. ericoides*, *Artemisia lerchiana*, *Capparis herbacea*, *Halothamnus glaucus*, *Matthiola odoratissima*, *Noaea mucronata*, *Suaeda dendroides*, *Gamanthus pilosus*, *Zygophyllum fabago*, *Caccinia macranthera*, *Amberboa glauca*, *Bupleurum wittmannii*, *Nonea caspica*, *Lepidium vesicarium*, *Neotorularia contortuplicata*, *Neotorularia eldarica*, *Eremopyron orientale*, *E. distans*, *Poa crispa*, *Allium rubellum*, *Scorzonera cana*, *Astragalus asterias*, *Stachys fruticulosa*, *Stipa caspia*, *Tulipa eichleri*, *Lycium ruthenicum*. Среди этих видов немало характерных.

Анализ флоры реомюровых сообществ Иорского плоскогорья

В 57 геоботанических описаниях нами было зафиксировано 95 видов сосудистых растений, относящихся к 70 родам и 30 семействам. Количество видов по семействам распределены неравномерно. Первые 9 семейств содержат 68.4 % всего видового состава (табл. 6), а остальные 32.6 % (30 видов) приходится на 21 семейство. Такая однобокость свойственна территориям с экстремальными условиями. В частности, аналогичными процентными соотношениями характеризуются флоры аридных областей древнесредиземноморья (Толмачев, 1986). Интересным является спектр семейств. Высокое место *Chenopodiaceae*, а также *Boraginaceae* — характерная черта ирано-туранских пустынь (Быков, 1978; Камелин и др., 1989, и др.). На этом фоне снижена доля *Fabaceae* и *Brassicaceae*. К тому же во флористическом составе сообществ вообще отсутствуют представители сем. *Caryophyllaceae*, наиболее характерного для Средиземноморья. Небольшая разница между *Fabaceae* и *Brassicaceae* — тоже черта пустынных областей Турана (Быков, 1978; Толмачев, 1986). Высокое положение занимают и древнесредиземноморские семейства — *Apiaceae* и *Lamiaceae*. Положение последнего более соответствует спектрам ирано-туранских флор, чем собственно Средиземноморья. Особо надо отметить *Liliaceae*, занимающее 9-е место. Если это семейство рассматривать в прежнем, обширном, объеме (вместе с семействами *Alliaceae*, *Asphodelaceae*, *Hyacynthaceae* и др.), то тогда оно с 7 видами займет более типичное для этого семейства 6—7-е место. Двумя видами представлены 9 семейств.

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов по ведущим семействам в реомюровой формации Иорского плоскогорья

Семейство	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Asteraceae	13	13.7
Poaceae	10	10.5
Chenopodiaceae	8	8.4
Apiaceae	8	8.4
Fabaceae	8	8.4
Brassicaceae	7	7.4
Boraginaceae	4	4.2
Lamiaceae	4	4.2
Liliaceae	3	3.2
Всего	65	68.4

Систематическая структура флоры реомюровых сообществ, по нашему мнению, указывает на большое влияние переднеазиатско-туранской флоры и уменьшение роли Средиземноморского флористического центра.

В этом отношении интересным является набор географических элементов флоры. Самым большим количеством представлены **кавказские** виды (кавказский тип ареала) — 22 вида (23.2 %). Среди них:

1. Кавказские виды — 3:
   а) кавказские эндемики — 1 (*Reseda globulosa*),
   б) кавказские с Анатолийской иррадиацией — 1 (*Cephalaria media*),
   в) кавказские с Армяно-Курдистанской иррадиацией — 1 (*Trinia leiogona*).
2. Восточнокавказские виды — 5:
   а) восточнокавказские эндемики — 1 (*Tragopogon tuberosus*),
   б) восточнокавказские с Армяно-Курдистанской иррадиацией — 2 (*Scutellaria orientalis*, *Amberboa glauca*),
   в) восточнокавказские с североиранской (и северо-западноиранской) иррадиацией — 2 (*Centaurea ovina*, *Astragalus xiphidium*).
3. Восточноюжнокавказские виды — 14:
   а) восточно(и южно)-южнокавказские эндемики — 10 (*Bupleurum wittmannii*, *Centaurea amblyolepis*, *Neotorularia eldarica*, *Onobrychis komarovii*, *Thymus tiflisiensis*, *Acantholimon fominii*, *Rubia transcaucasica*, *Iris iberica*, *Tulipa eichleri*, *Jurinea blanda*),
   б) восточноюжнокавказские с Армяно-Курдистанской иррадиацией — 4 (*Erysimum leptophyllum*, *Bellevalia speciosa*, *Steptorhampus petraeus*, *Hedysarum ibericum*).

Всего выявлено 12 (12.6 %) кавказских эндемиков. Из них большинство являются восточноюжнокавказскими эндемиками, что подчеркивает значение местной флоры.

Надо отметить и те виды, ареал которых не вписывается в рамки кавказского типа ареала (Гагнидзе, 2004), однако их основной ареал охватывает пустынные районы Кавказа (Восточного Кавказа). Это виды, распространенные в Туранских провинциях Кавказа: в частности, северо Туранской и Кура-Араксинской (Портениер, 2000б; Гагнидзе, 2004). Мы их относим к **кавказско-туранскому** типу ареала. Это виды: *Gamanthus pilosus*, *Salsola ericoides*, *Salsola nodulosa*.

Большим количеством представлены и **кавказско-переднеазиатские** виды (14 видов, 14.7 %). Здесь мы выделяем следующие группы ареалов:

1. Кавказско-переднеазиатский — 7 видов (*Juno caucasica*, *Rhamnus pallasii*, *Matthiola odoratissima*, *Reaumuria cistoides*, *Gagea chlorantha*, *Eremurus spectabilis*, *Scabiosa rotata*).
2. Восточнокавказско-переднеазиатский — 4 (*Astragalus stevenianus*, *Stachys fruticulosa*, *Lepidium vesicarium*, *Malabaila dasyantha*).
3. Восточноюжнокавказско-переднеазиатский — 2 (*Allium pseudoflavum*, *Ferulago setifolia*).

Отметим, что ареал некоторых кавказско-переднеазиатских видов (*Astragalus stevenianus*, *Stachys fruticulosa*, *Allium pseudoflavum*) не охватывает всю территорию Передней Азии и они в основном распространены в прилегающих районах Кавказа.

К кавказско-переднеазиатским видам условно можно отнести также *Allium rubellum*, который по Г. Л. Кудряшовой (2001), кроме Кавказа и Передней Азии, встречается и в Туркмении.

Интересным и богатым является состав **средиземноморско-переднеазиатских** видов (14 видов; 14.7 %). Из них:

1. Средиземноморско-переднеазиатские представлены 9 видами (*Pistacia mutica*, *Trachynia distachya*, *Anisantha rubens*, *Centaurea solstitialis*, *Prangos ferulacea*, *Astragalus asterias*, *Teucrium polium*, *Linum corymbulosum*, *Gagea fibrosa*).

2. Восточносредиземноморско-переднеазиатские — 5 (*Noaea mucronata*, *Ephedra procera*, *Capparis herbacea*, *Linum alexeenkoanum*, *Lappula barbata*).

Наряду с этими видами надо отметить и те виды, ареал которых выходит за пределы Средиземноморья и Передней Азии: с одной стороны, в Европу, а с другой — в Туран, Среднюю Азию и Центральную Азию. Такими являются:

Средиземноморско-переднеазиатско-туранские (или **средиземноморско-ирано-туранские**) составляют 6 видов (6.3 %):

1. Средиземноморско-переднеазиатско-туранские — 4 (*Zygophyllum fabago*, *Lagoseris sancta*, *Medicago rigidula*, *Eremopyron orientale*).

2. Восточносредиземноморско-переднеазиатско-туранские — 2 (*Limonium meyeri*, *Eremopyron distans*);

Средиземноморско-переднеазиатско-среднеазиатский вид 1 (*Lappula spinocarpos*).

Средиземноморско-переднеазиатско-турано-центральноазиатские — 2 вида (2.1 %):

восточносредиземноморско-переднеазиатстко-турано- центральноазиатские — (*Atraphaxis spinosa, Chorisoira tenella*).

Европейско-средиземноморско-переднеазиатские представлены 3 видами (3.2 %) (*Reseda lutea*, *Crupina vulgaris*, *Helianthemum salicifolium*).

Европейско-средиземноморско-переднеазиатско-туранских видов — 3 (3.2 %) (*Daucus carota*, *Medicago minima*, *Phleum paniculatum*).

Европейско-кавказско- переднеазиатский всего лишь 1 (*Alyssum calycinum*).

Ареал 13 видов (13.7 %) в основном охватывает Переднюю Азию, Среднюю Азию и Туран. Мы их относим к следующим типам ареалов:

Переднеазиатско-туранский имеют 5 видов (5.3 %). Из них:

1. Переднеазиатско-Туранский — 3 (*Stipa caspia*, *Nonea caspica*).

2. Ирано-Туранский — 3 (*Artemisia lerchiana*, *Salsola dendroides*, *Caragana grandiflor*); **Туранский** тип ареала у 2 видов (2.1 %) (*Neotorularia contortuplicata*, *Suaeda dendroides*); **Переднеазиатский** — также у 2 (2.1 %) (*Ferula szowitsiana*, *Caccinia macranthera*); **Ирано-среднеазиатский** — у 2 (2.1 %) (*Andrachne rotundifolia*, *Halothamnus glaucus*); **Ирано-турано-центральноазиатский** отмечен для 1 вида (*Lycium ruthenicum*).

Малым количеством представлены виды, ареал которых охватывает и степную часть Евразии. Мы их относим к следующим типам ареалов:

Кавказско-евразиатский степной имеют 3 вида (3.2 %). Из них:

1. Кавказско-евразиатский степной-туранский — 2 (*Euphorbia segueriana*, *Thesium arvense*).

2. Кавказско-причерноморский — 1 (*Artemisia caucasica*);

Переднеазиатско-кавказско-евразиатский степной имеют 3 вида (3.2 %). Из них:

1. Переднеазиатско-кавказско-евразиатский степной — 1 вид (*Veronica multifida*).

2. Переднеазиатско-кавказско-причерноморский — 2 вида (*Scorzonera cana*, *Astrodaucus orientalis*);

Средиземноморско-евразиатский степной тип ареала имеет 1 средиземноморско-евразиатский степной-туранский вид (*Ephedra distachya*).

5 (5.3 %) видов (*Elytrigia repens*, *Artemisia scoparia*, *Atriplex tatarica*, *Bromus japonicus*, *Galium verum*) отнесены к **палеарктическому**, а 2 вида (2.1 %) — к **древнесредиземноморскому** (*Agropyron pectinatum*, *Poa crispa*) типам ареалов. Однако, как правило, разграничение этих геоэлементов часто затруднено, так как в боль-

К ст. А. Е. Васильева, с. 322

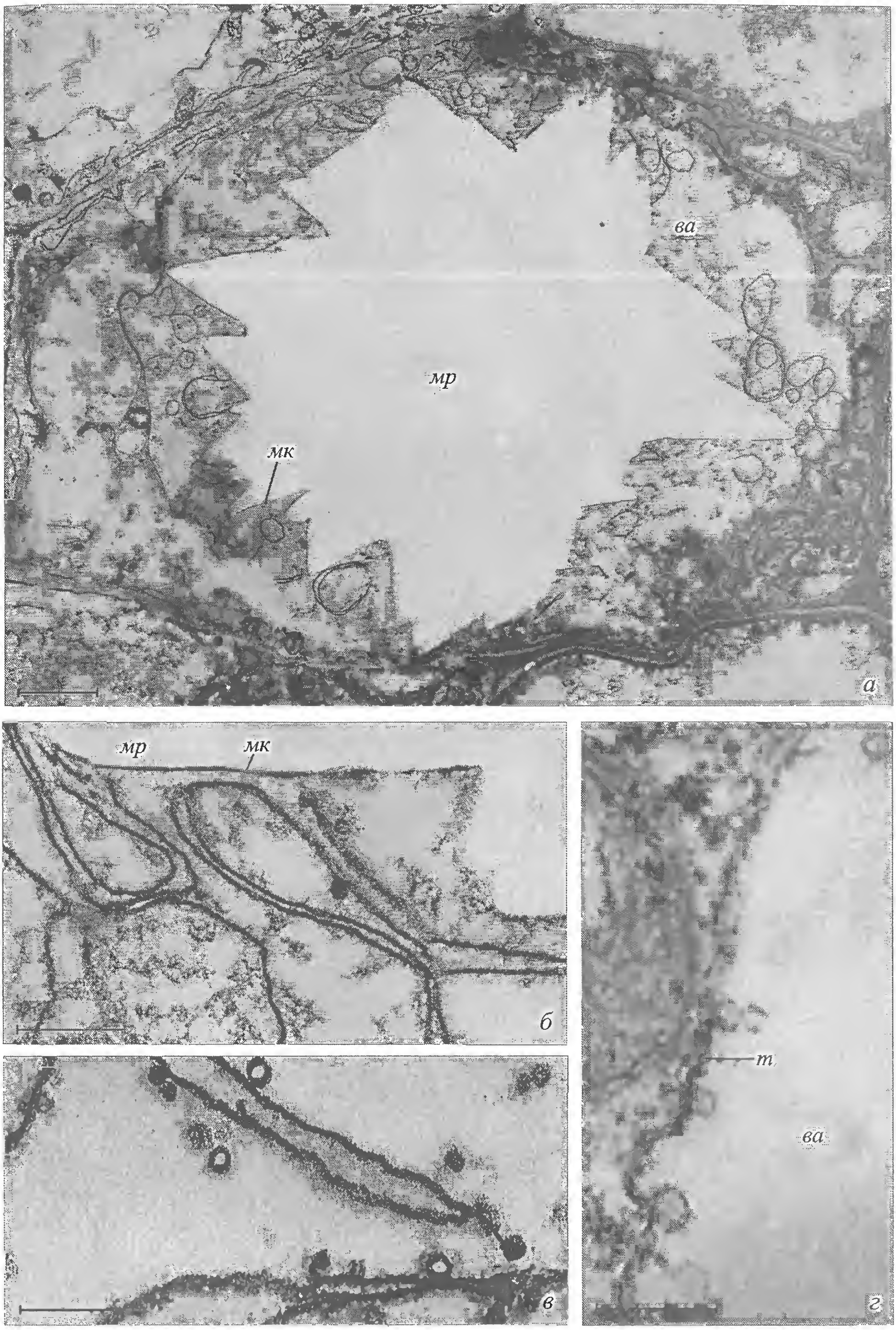


Таблица I. Растущие друзоносные идиобласты *Urtica dioica* (*а—в*) и *Populus deltoides* (*г*).

а — общий вид идиобласта, *б* — интравакуолярные мембраны, *в* — интравакуолярные пузырьки в контакте с одинарными мембранами, *г* — пузырьки в контакте с тонопластом. *ва* — вакуоль, *мк* — мембрана камеры кристаллизации, *мр* — место расположения друзы. Масштабные линейки, мкм: *а* — 4.0, *б* — 0.5, *в* — 0.1, *г* — 0.2.

К с. 323

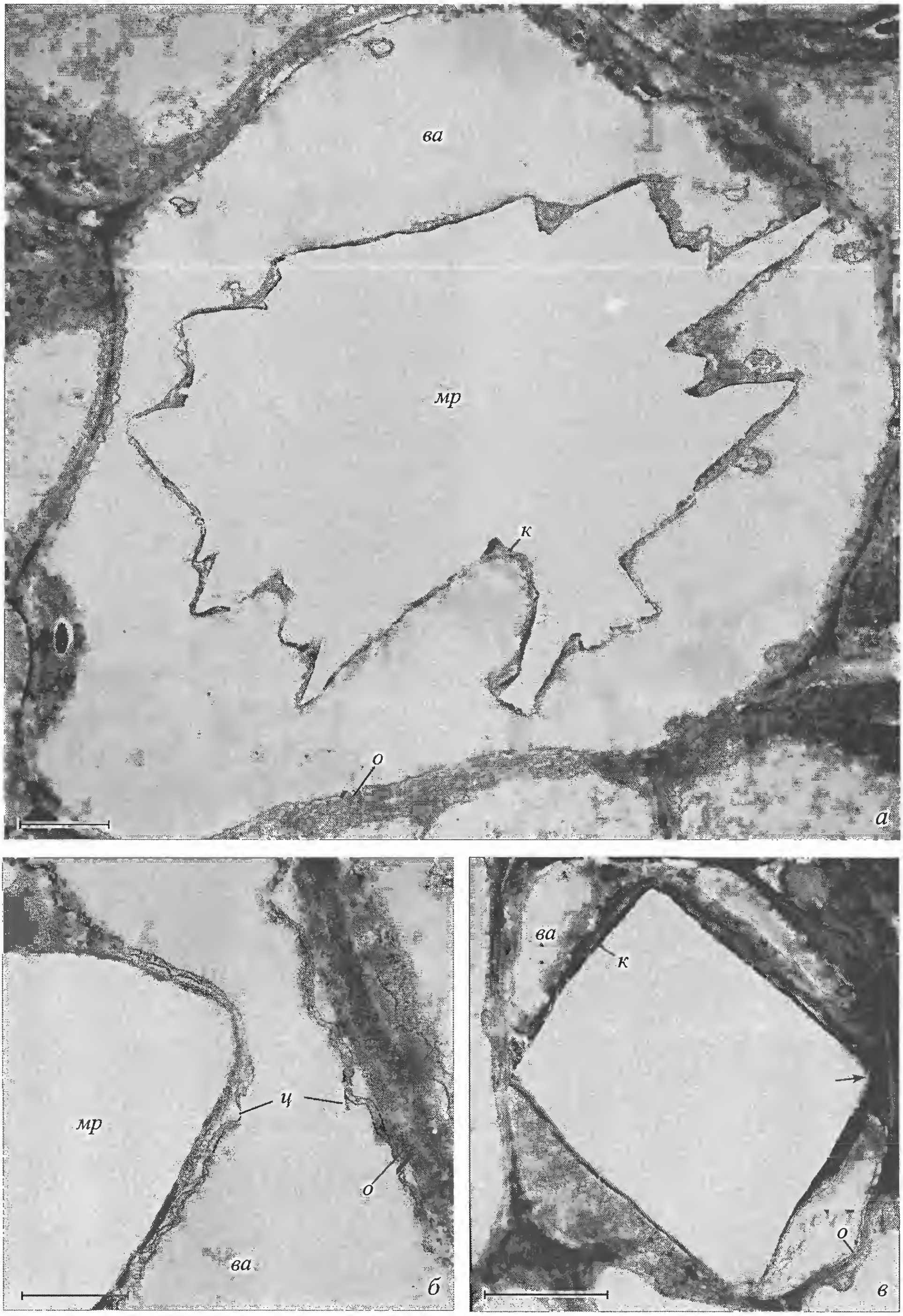


Таблица II. Закончившие рост клетки листа *Populus deltoides* с инкапсулированным кристаллом.

а — общий вид идиобласта, *б* — капсула и оболочка идиобласта, *в* — непрерывность (стрелка) капсулы и оболочки. *к* — капсула, *о* — оболочка, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *а* — 3.0, *б* — 0.5, *в* — 2.0.

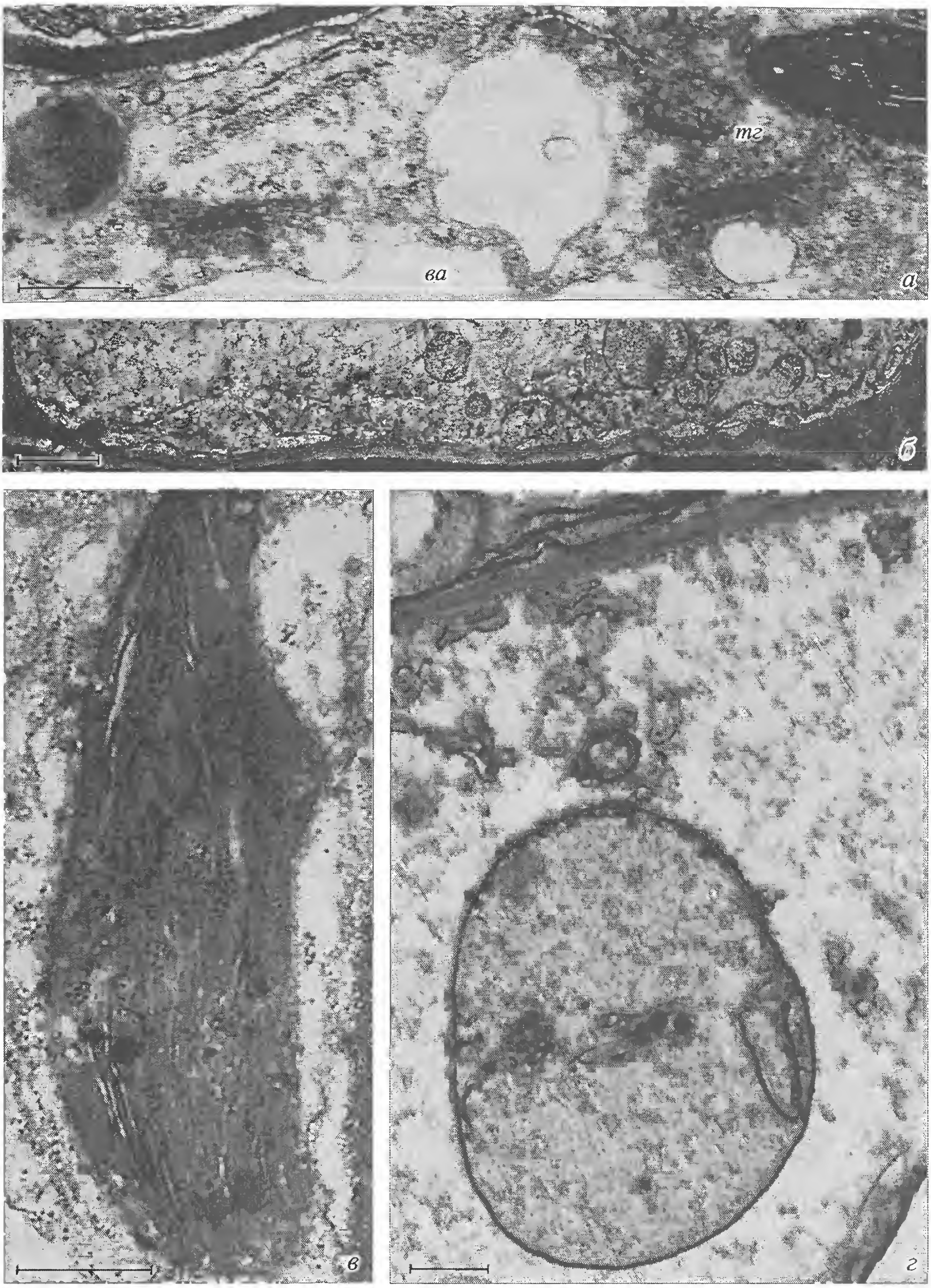


Таблица III. Компоненты цитоплазмы растущих идиобластов *Populus deltoides* (*а*, *в*) и *Urtica dioica* (*б*, *г*).

а — тельце Гольджи (*тг*), *б* — цистерны ЭР, *в* — хлоропласт, *г* — лейкопласт. Масштабные линейки, мкм: *а* — 0.3, *б* — 0.4, *в* — 0.2, *г* — 0.5.

К ст. В. В. Григорьевой и др., с. 345

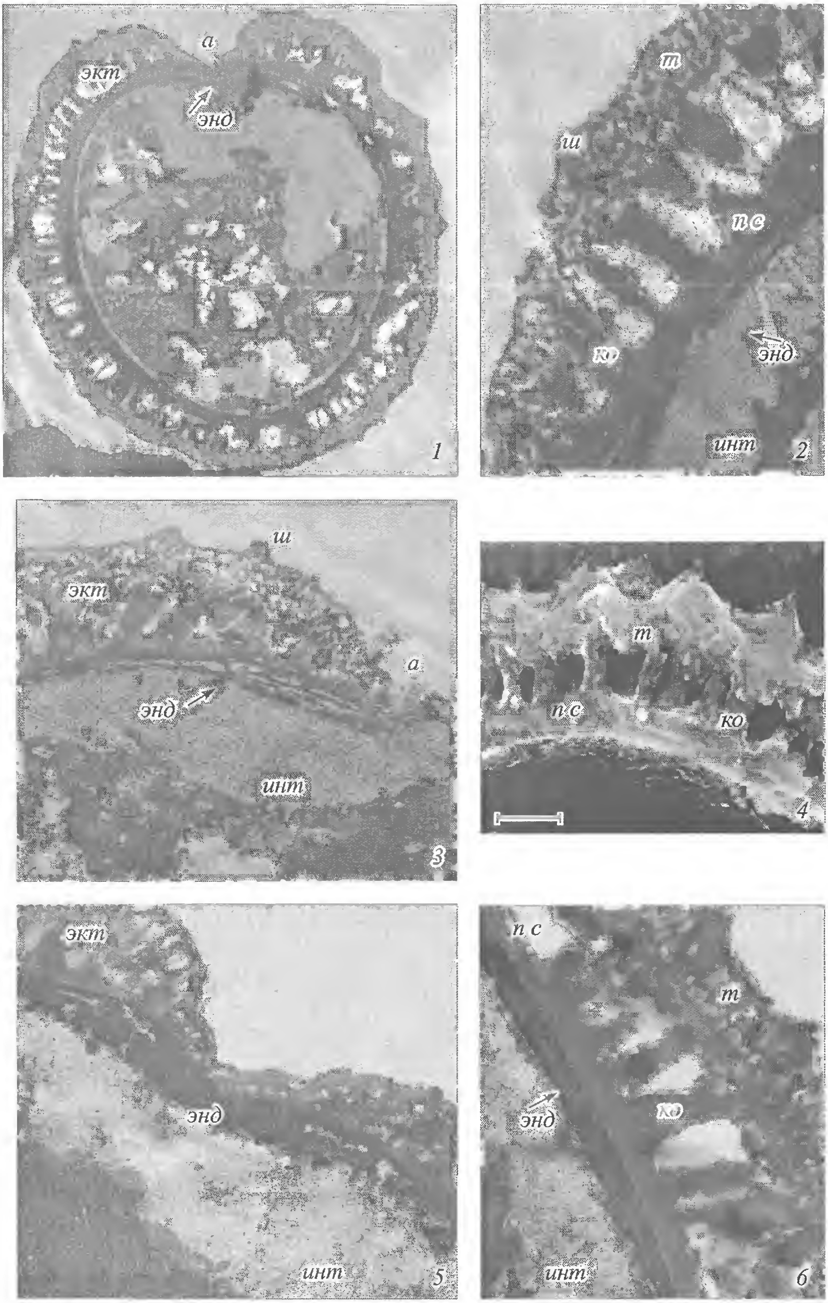


Таблица I. Ультраструктура спородермы *Artemisia incana, A. schmidtiana, Artemisiella stracheyii, Artemisiastrum palmeri.*

1—3 — *Artemisia incana* ультратонкие срезы (ТЭМ) (*1* — ультратонкий срез пыльцевого зерна, ув. 5000; *2* — срез оболочки, ув. 20000; *3* — срез оболочки, предапертурный район, ув. 12000). *4* — *A. schmidtiana* (подрод *Artemisia*) (скол оболочки, СЭМ); *5* — *Artemisiastrum palmeri* срез оболочки п. з., апертурный участок, ув. 15000; *6* — *Artemisiella stracheyii* срез оболочки п. з. межапертурный участок (ув. 20000). *а* — апертура, *и* — интина, *ко* — колумеллы, *п с* — подстилающий слой, *т* — тектум, *экт* — эктэкзина, *энд* — эндэкзина.

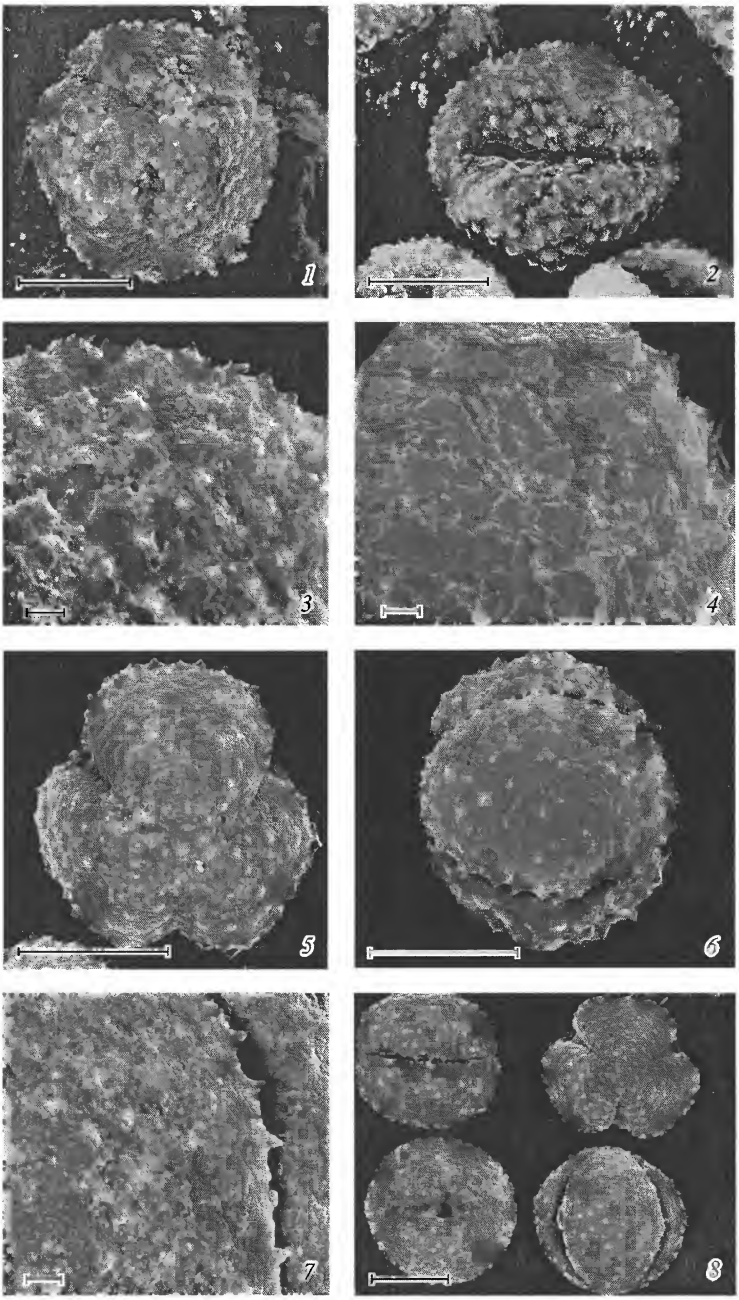


Таблица II. Пыльцевые зерна подрода *Artemisia* рода *Artemisia* (СЭМ).

1—3 — *Artemisia schmidtiana* (1 — вид с полюса, *2* — вид с экватора, *3* — скульптура); *4—6* — *A. norvegica* (*4* — скульптура, *5* — вид с полюса, *6* — вид с экватора); *7—8* — *A. persica* (*7* — скульптура, *8* — общий вид). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *6*, *8* — 10; *3*, *7* — 1.

К с. 346

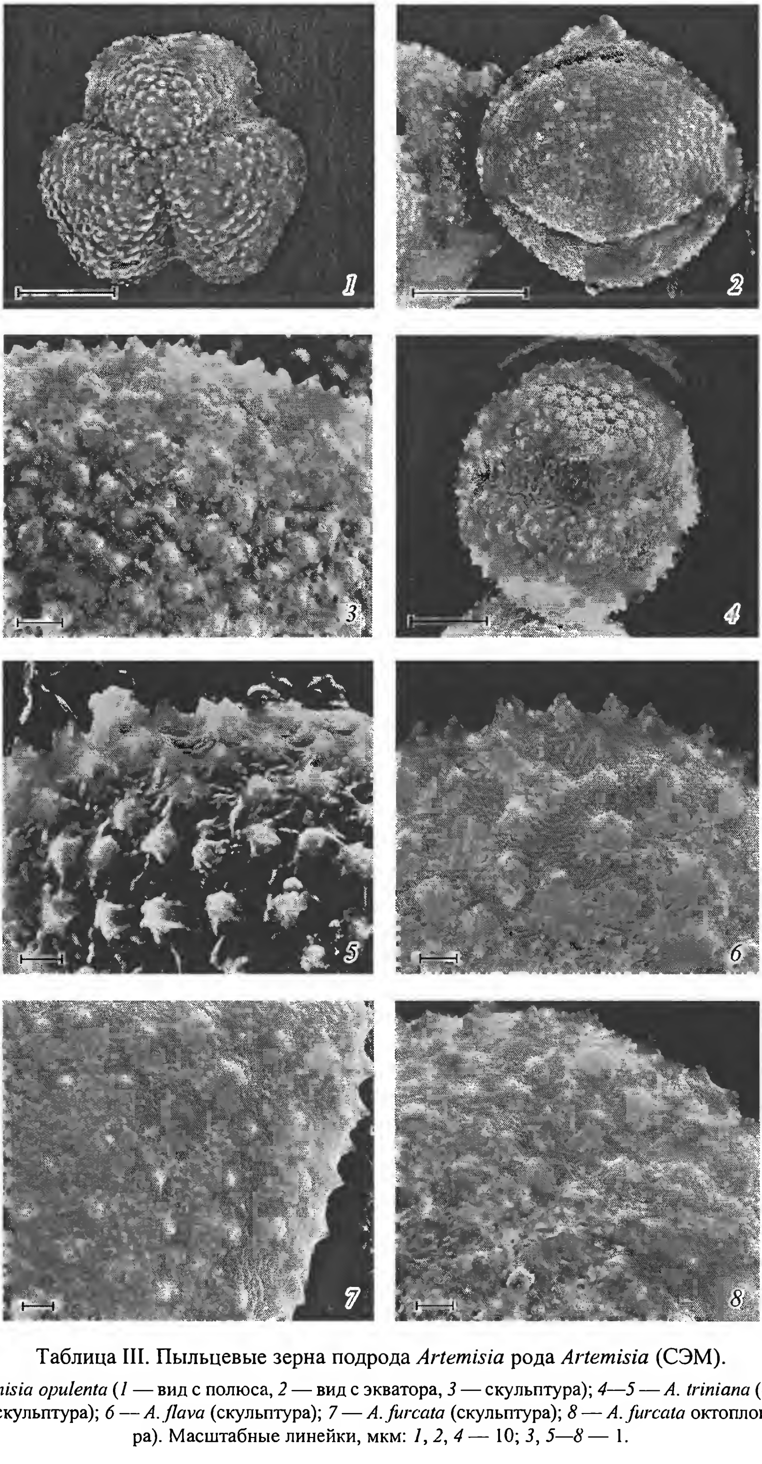


Таблица III. Пыльцевые зерна подрода *Artemisia* рода *Artemisia* (СЭМ).

1—3 — *Artemisia opulenta* (*1* — вид с полюса, *2* — вид с экватора, *3* — скульптура); *4—5* — *A. triniana* (*4* — вид с экватора, *5* — скульптура); *6* — *A. flava* (скульптура); *7* — *A. furcata* (скульптура); *8* — *A. furcata* октоплоид (скульптура). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4* — 10; *3*, *5—8* — 1.

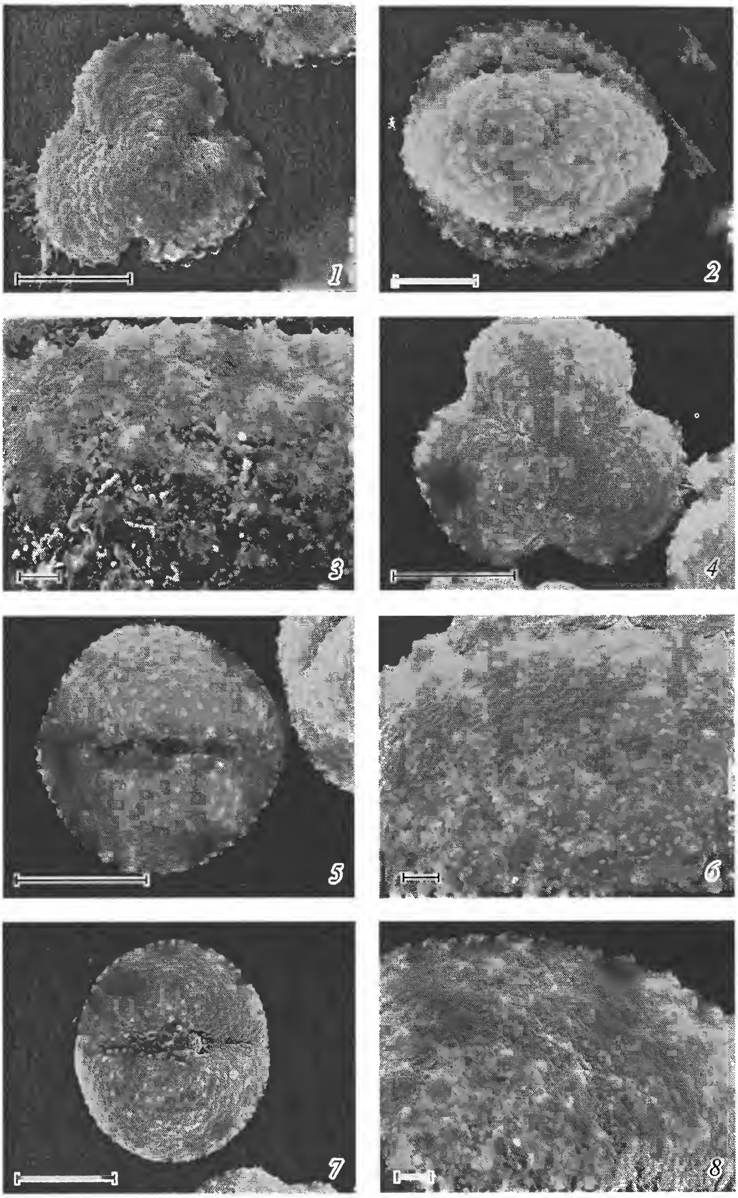


Таблица IV. Пыльцевые зерна подродов *Dracunculus* и *Seriphidium* рода *Artemisia* (СЭМ).

1—3 — *Artemisia albicerata* (*1* — вид с полюса, *2* — вид с экватора, *3* — скульптура); *4—6* — *A. quinqueloba* (*4* — вид с полюса, *5* — вид с экватора, *6* — скульптура); *6—8* — *A. szowitziana* (*6* — вид с экватора, *7* — скульптура). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *7* — 10; *3*, *6*, *8* — 1.

К с. 347

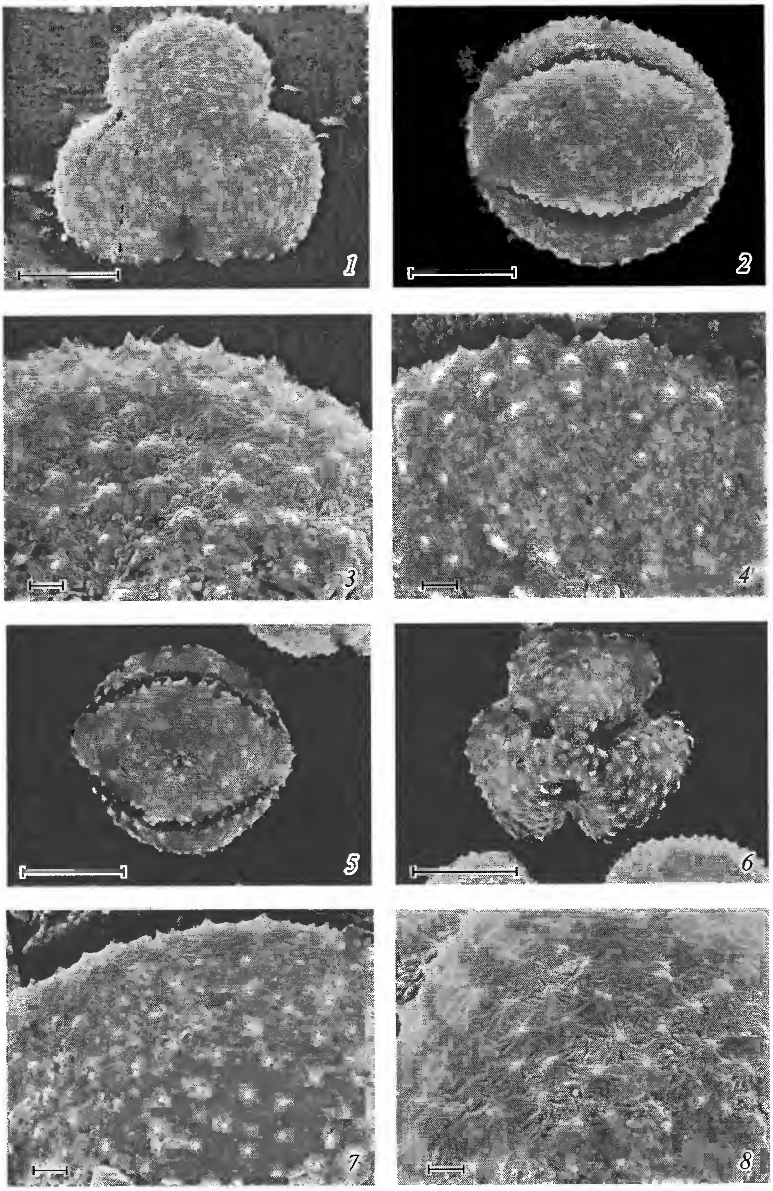


Таблица V. Пыльцевые зерна подродов *Dracunculus* и *Seriphidium* рода *Artemisia* (СЭМ).

1—3 — *Artemisia henriettae* (*1* — вид с полюса, *2* — вид с экватора, *3* — скульптура); *4—6* — *A. saposhnikovii* (*4* — скульптура, *5* — вид с экватора, *6* — вид с полюса); *7* — *A. scopiformis* (скульптура); *8* — *A. badhysi* (скульптура). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *6* — 10; *3*, *4*, *7*, *8* — 1.

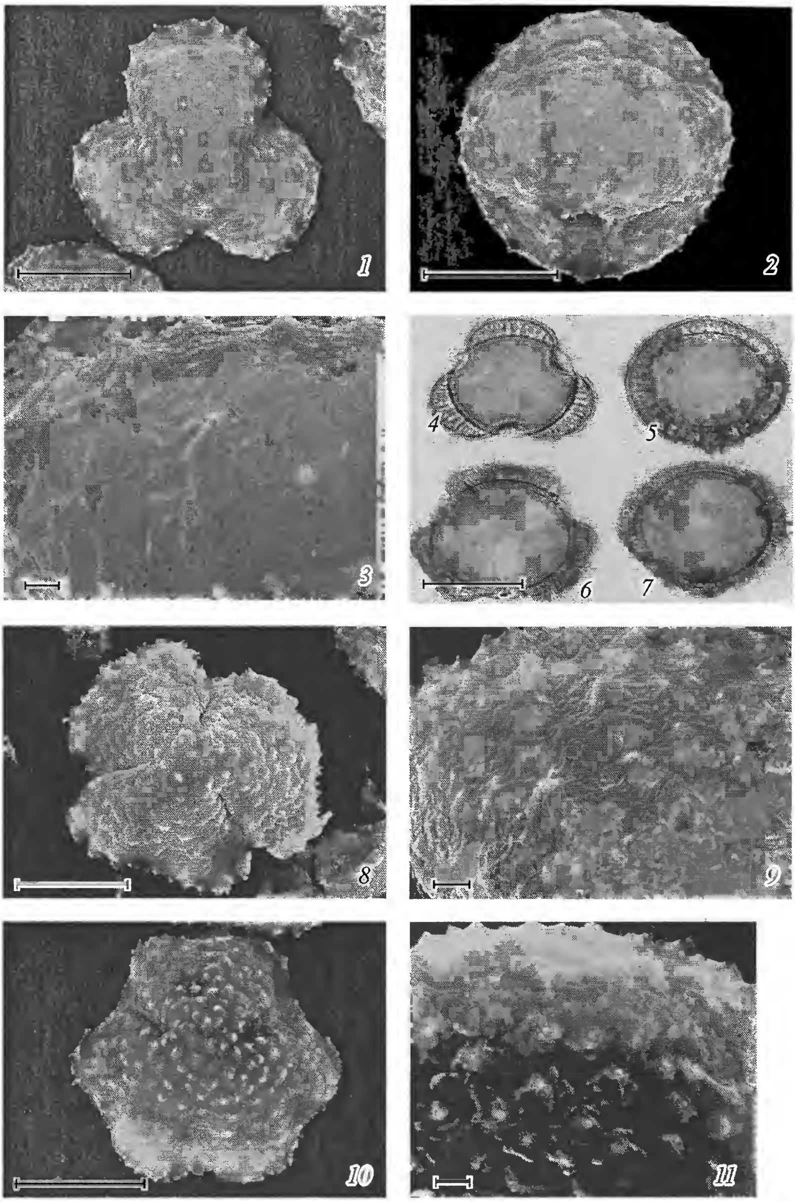


Таблица VI. Пыльцевые зерна *Elachanthemum intricatum*, *Artemisiella stracheyii*, *Artemisiastrum palmeri*.

1—3 — *Elachanthemum intricatum* (СЭМ) (*1* — вид с полюса, *2* — вид с экватора, *3* — скульптура); *Elachanthemum intricatum* (СМ) (*4* — вид с полюса, *5* — вид с экватора); *6—7* — *Artemisiella stracheyii* (СМ) (*6* — вид с полюса, *7* — вид с экватора); *8—9* — *Artemisiella stracheyii* (СЭМ) (*8* — вид с полюса, *9* — скульптура); *10—11* — *Artemisiastrum palmeri* (СЭМ) (*10* — вид с полюса, *11* — скульптура). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4—8*, *10* — 10; *3*, *9*, *11* — 1.

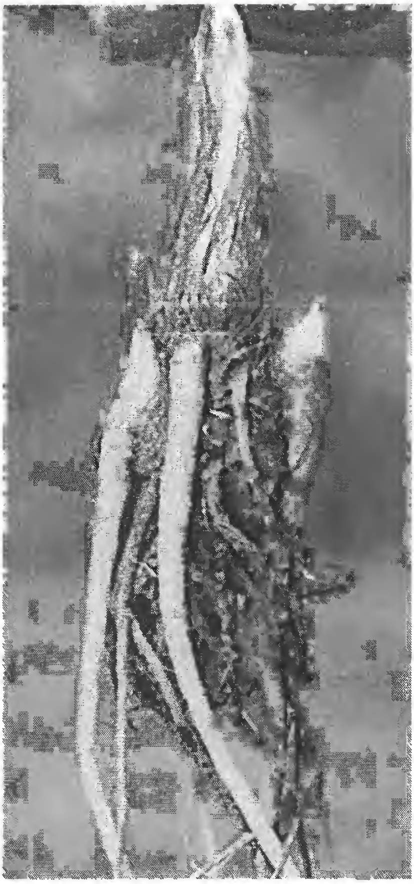


Таблица I. Подземные органы *Iris longiscapa* в конце вегетации.

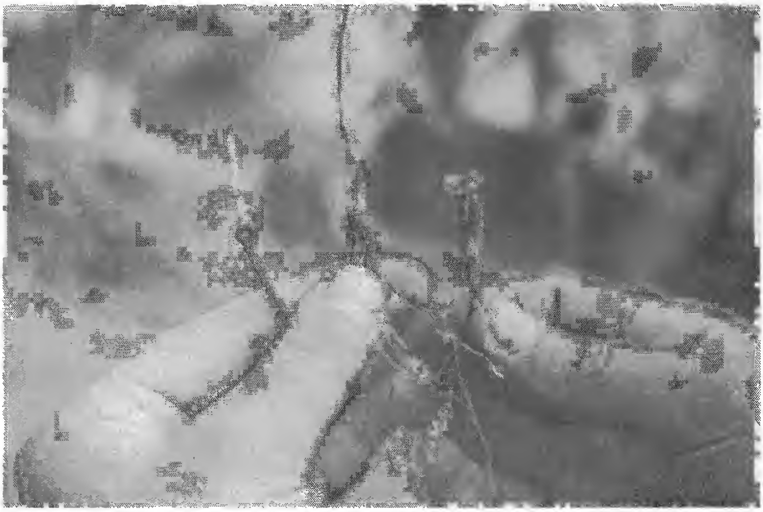


Таблица II. «Корне-почки» у *Iris longiscapa*.

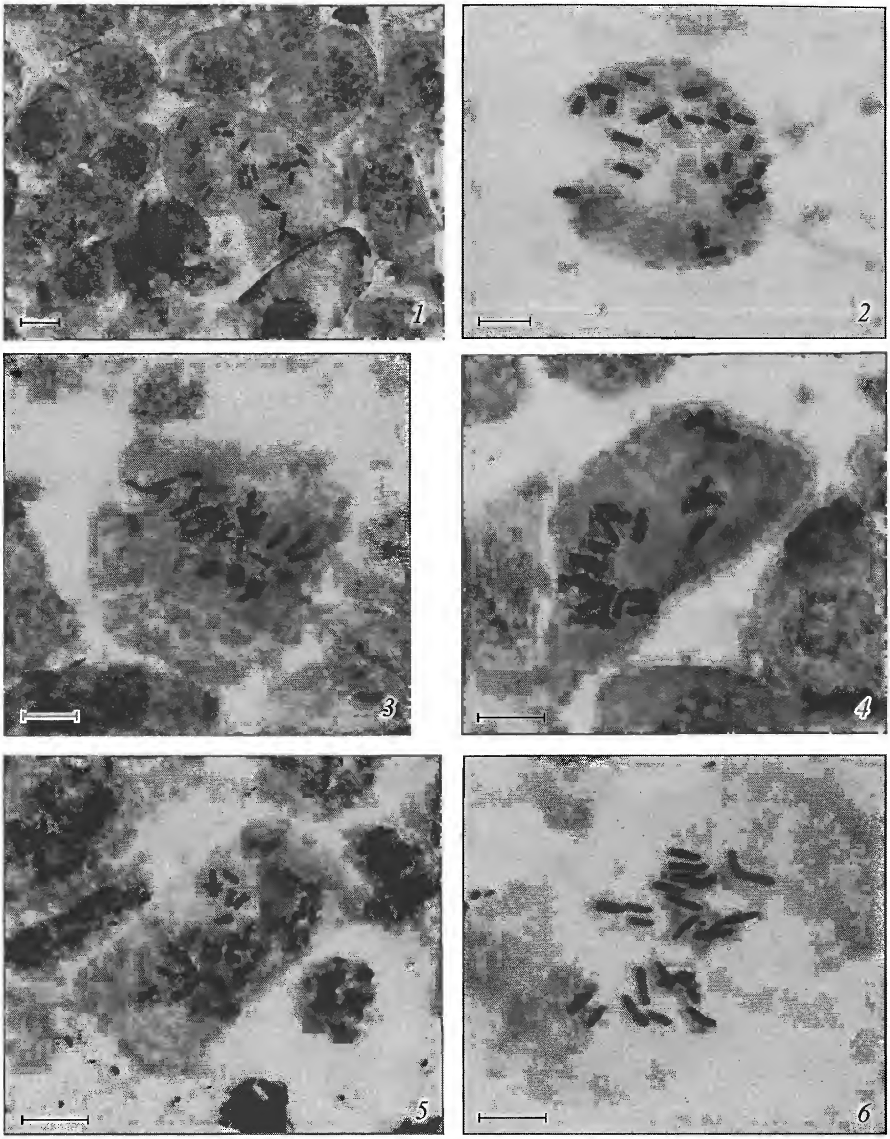


Таблица. Метафазные пластинки.

1, 2 — Iris ensata, 3 — I. humilis; 4 — I. ivanovae; 5 — I. oxypetala; 6 — I. potaninii; 7 — I. ruthenica; 8 — I. tigridia.
Масштабная линейка — 10 мкм.

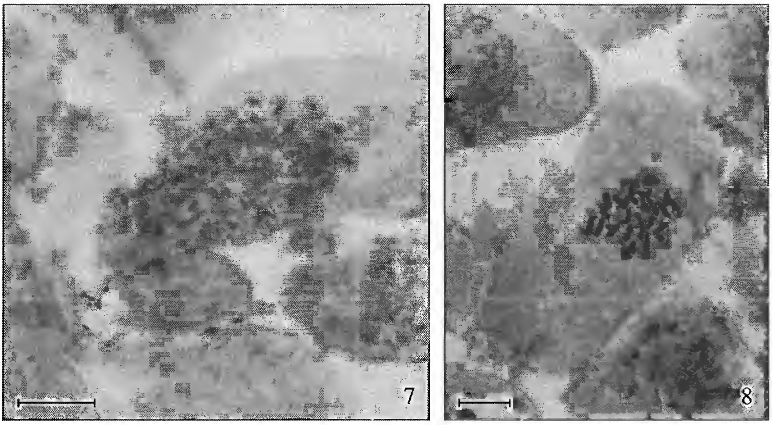


Таблица. (*продолжение*).

шинстве случаев современные ареалы палеарктических видов вторичны (Камелин и др., 1989; Портениер, 2000б).

Состав географических элементов явно подтверждает высказанное выше мнение о том, что формирование флористического состава реомюровой формации Иорского плоскогорья происходило под большим влиянием Переднеазиатско-Туранского (особенно Ирано-Туранского) флористического центра. Большую роль сыграли и местные — кавказские — (восточнокавказские и восточнозакавказские) виды аридных и семиаридных областей. На этом фоне ослаблено влияние Средиземноморья: нет ни одного собственно средиземноморского вида. В этом отношении важен и тот факт, что из 30 более или менее константных видов кавказских — 7 (4 — восточнозакавказские эндемики и 3 — восточнокавказские виды), средиземноморско-переднеазиатских — 4, переднеазиатско-туранских и кавказско-переднеазиатских (включая *reaumuria cistoides*) — по 3, переднеазиатско-среднеазиатских, переднеазиатско-кавказско-причерноморских, древнесредиземноморских — по 2, кавказско-туранских, переднеазиатских, средиземноморско-переднеазиатско-туранских, европейско-средиземноморско-переднеазиатско-туранских и палеарктических — по 1.

Исходя из флористической и геоботанической структуры, реомюровые сообщества Иорского плоскогорья мы относим к южнокавказскому варианту ирано-туранских фриганоидов.

Жизненные формы флоры реомюровых сообществ Иорского плоскогорья

Спектр жизненных форм реомюровых сообществ в соответствии с классификацией Раункиера (Raunkiaer, 1934) следующий: **терофиты** — 34 вида (35.8 %), **гемикриптофиты** — 23 (24.2 %), **хамефиты** — 17 (17.9 %), **геофиты** — 13 (13.7 %) и **фанерофиты** — 8 (8.4 %).

Среди терофитов 6 видов двулетники (*Amberboa glauca*, *Trinia leiogona*, *Artemisia scoparia*, *Lappula barbata*, *L. spinocarpos*, *Reseda lutea*). Почти все однолетники (за исключением *Gamanthus pilosus*) эфемеры. Несмотря на то что доля однолетников преобладает над другими жизненными формами, они представлены в малом количестве. В благоприятных климатических условиях данного региона на плакорах и биотопах с волнистым рельефом их доля достигает 50—80 % (Лачашвили, 1989; Lachashvili J., Lachashvili N., Khachidze, 2004). Однако в тех сложных рельефо-эдафических условиях, в которых развиваются реомюровые сообщества, имеющие слабые корневые системы, эфемеры не могут пышно развиваться и распространяться. Негативную роль играет и сильное засоление субстрата. Из вышеприведенных геоботанических описаний (табл. 1—5) видно, что однолетники (за исключением некоторых) в фитоценозах встречаются лишь 1—2 экземплярами и их встречаемость очень низкая. Соответственно они в основном для реомюровых сообществ не являются характерными и их надо отнести к случайным видам, которые проникают из соседних экосистем (равнинные пустыни, бородачевые степи, фисташниковые аридные редколесья). Из однолетников к характерным видам можно отнести *Astrodaucus orientalis*, *Daucus carota*, *Bromus japonicus*, *Bupleurum wittmannii*, *Neotorularia eldarica* и *Trachynia distachya*. Остальные виды представлены лишь 1—2 экземплярами в отдельных фитоценозах. Из двулетников характерны *Amberboa glauca* и *Lappula barbata*, имеющие, как и *Astrodaucus orientalis*, довольно мощные корневые системы, позволяющие существовать в условиях эрозионных бедлендов.

На фоне уменьшения количества терофитов возрастает доля жизненных форм с хорошо развитыми, мощными корневыми системами — хамефитов, гемикриптофитов и фанерофитов. Их общее количество намного превышает долю терофитов и составляет половину (50.5 %) общего флористического состава. Тогда как на соседней Эльдарской низменности с идентичными климатическими условиями почти противоположная картина — терофитов в среднем до 60 %, а в некоторых экосистемах до 80 % (Лачашвили, 1989). Существенно и то, что количество многолетних травянистых растений преобладает над другими жизненными формами (особенно над хамефитами и фанерофитами), что свойственно в целом для нагорно-ксерофитной растительности Южного Кавказа (Тахтаджян, 1941; Прилипко, 1970).

Гемикриптофиты, представленные в данных сообществах, имеют хорошо развитую корневую систему, в основном с длинными стержневыми корнями (21 вид), с помощью которых эти растения обеспечивают добычу влаги с больших глубин и хорошо удерживаются на эрозионных склонах большой крутизны. Из 23 видов к характерным для реомюровых сообществ можно отнести 7 (*Prangos ferulacea*, *Agropyron pectinatum*, *Zygophyllum fabago*, *Stipa caspia*, *Ferula szowitsiana*, *Centaurea ovina*, *Caccinia macranthera*). Среди геофитов мало константных видов. К ним можно отнести те виды, которые являются характерными для отдельных типов фитоценозов: *Iris iberica*, *Tulipa eichleri*, *Scorzonera cana*, *Eremurus spectabilis*, *Poa crispa*. Почти половину хамефитов (7 видов, включая *Reaumuria cistoides*) можно отнести к более или менее характерным видам (*Artemisia lerchiana*, *Salsola nodulosa*, *S. dendroides*, *Stachys fruticulosa*, *Capparis herbacea*, *Halothamnus ghlaucus*). Как видим, все они в основном пустынные виды. Для фриганоидной растительности 8 видов фанерофитов (8.4 %) довольно высокий показатель. Однако из них лишь 2 (*Atraphaxis spinosa* и *Caragana grandiflora*) можно считать характерными для реомюровых сообществ Иорского плоскогорья.

Список сосудистых растений реомюровой формации Иорского плоскогорья

Ниже дается полный список сосудистых растений (95 видов) реомюровых сообществ Иорского плоскогорья.

Gymnospermae

Ephedraceae
Ephedra distachya L.
E. procera Fisch. et C. A. Mey.

Angiospermae

Dicotyledoneae

Anacardiaceae
Pistacia mutica Fisch. et C. A. Mey.
Apiaceae
Astrodaucus orientalis (L.) Drude
Bupleurum wittmannii Stev.
Daucus carota L.
Ferula szowitsiana DC.
Ferulago setifolia C. Koch
Malabaila dasyantha (C. Koch) Grossh.
Prangos ferulacea (L.) Lindl.
Trinia leiogona (C. A. Mey.) B. Fedtsch.
Asteraceae
Amberboa glauca (Willd.) Grossh.
Artemisia caucasica Willd.

Artemisia lerchiana Web.
Artemisia scoparia Waldst. et Kit.
Centaurea amblyolepis Ledeb.
Centaurea ovina Pall. ex Willd.
Centaurea solstitialis L.
Crupina vulgaris Cass.
Jurinea blanda (Bieb.) C. A. Mey.
Lagoseris sancta (L.) K. Maly
Scorzonera cana (C. A. Mey.) O. Hoffm.
Steptorhampus petraeus (Fisch. et C. A. Mey.) Grossh.
Tragopogon tuberosus C. Koch
Boraginaceae
Caccinia macranthera (Banks et Soland.) Brand
Lappula barbata (Bieb.) Guerke
Lappula spinocarpos (Forssk.) Aschers.
Nonea caspica (Willd.) G. Don fil.
Brassicaceae
Alyssum calycinum L.
Chorispora tenella (Pall.) DC.
Erysimum leptophyllum (Bieb.) Andrz.
Lepidium vesicarium L.
Matthiola odoratissima (Bieb.) R. Br.
Neotorularia contortuplicata (Steph.) Hedge et J. Leonard
Neotorularia eldarica (Grossh.) V. Avet.
Capparaceae
Capparis herbacea Willd.
Chenopodiaceae
Atriplex tatarica L.
Gamanthus pilosus (Pall.) Bunge
Halothamnus glaucus (Bieb.) Botsch.
Noaea mucronata (Forssk.) Aschers. et Schweinf.
Salsola dendroides Pall.
Salsola ericoides Bieb.
Salsola nodulosa (Moq.) Iljin
Suaeda dendroides (C. A. Mey.) Moq.
Cistaceae
Helianthemum salicifolium (L.) Mill.
Dipsacaceae
Cephalaria media Litv.
Scabiosa rotata Bieb.
Euphorbiaceae
Andrachne rotundifolia C. A. Mey.211
Euphorbia seguieriana Neck.
Fabaceae
Astragalus asterias Stev. ex Ledeb.
Astragalus stevenianus DC.
Astragalus xiphidium Bunge
Caragana grandiflora (Bieb.) DC.
Hedysarum ibericum Bieb.
Medicago minima (L.) Bartalini
Medicago rigidula (L.) All.
Onobrychis komarovii Grossh.
Lamiaceae
Scutellaria orientalis L.
Stachys fruticulosa Bieb.
Teucrium polium L.
Thymus tiflisiensis Klok. et Shost.
Limoniaceae
Acantholimon fominii Kusn.
Limonium meyeri (Boiss) O. Kuntze
Linaceae
Linum corymbulosum Reichenb.
Linum alexeenkoanum E. Wulf
Polygonaceae
Atraphaxis spinosa L.
Resedaceae
Reseda globulosa Fisch. et C. A. Mey.
Reseda lutea L.
Rhamnaceae
Rhamnus pallasii Fisch. et C. A. Mey.
Rubiaceae
Galium verum L.
Rubia transcaucasica Grossh.
Santalaceae
Thesium arvense Horvatovszky
Scrophulariaceae
Veronica multifida L.
Solanaceae
Lycium ruthenicum Murr.
Tamaricaceae
Reaumuria cistoides Adams
Zygophyllaceae
Zygophyllum fabago L.

Monocotyledoneae

Alliaceae
Allium pseudoflavum Vved.
A. rubellum Bieb.
Asphodelinaceae
Eremurus spectabilis Bieb.
Hyacinthaceae
Bellevalia speciosa Woronow
Iridaceae

Iris iberica Hoffm.
Juno caucasica (Hoffm.) Klatt
Liliaceae
Gagea chlorantha (Bieb.) Schult. et Schult fil.
Gagea fibrosa (Desf.) Schult. et Schult. fil.
Tulipa eichleri Regel.
Poaceae
Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv.
Anisantha rubens (L.) Nevski
Bromus japonicus Thunb.
Elytrigia repens (L.) Nevski
Eremopyron distans (C. Koch) Nevski
E. orientalis (L.) Jaub. et Spach
Phleum paniculatum Huds.
Poa crispa Thuill.
Stipa caspia C. Koch
Trachynia distachya (L.) Link

Выводы

В пределах реомюровой формации Иорского плоскогорья нами выделены 7 типов фитоценозов. Их структура носит явно ксерофитный характер. Общей чертой этих фитоценозов является низкое проективное покрытие и малая видовая насыщенность, постоянное участие типичных представителей пустынной растительности Южного Кавказа (как предгорных глинистых, так и равнинных пустынь).

Флористический спектр характеризуется в основном чертами ирано-туранских флор. Систематическая структура и состав географических элементов указывают на флорогенетические связи с переднеазиатско-туранской флорой. Снижена роль Средиземноморья. В формировании сообществ, кроме кавказских видов, важнейшую роль играют кавказско-переднеазиатские, средиземноморско-переднеазиатские, средиземноморско-переднеазиатско-туранские (или средиземноморско-ирано-туранские) виды, а также виды с переднеазиатско-среднеазиатскими ареалами.

В спектре жизненных форм общее число гемикриптофитов, хамефитов и фанерофитов превышает число терофитов, т. е. преобладают ксерофиты и гемиксерофиты с мощными корневыми системами, с помощью которых эти растения удерживаются на сильно эрозированных склонах и обеспечивают себя влагой.

По фитоценологической структуре реомюровые сообщества Иорского плоскогорья приближаются к предгорным пустыням.

Реомюровые сообщества Иорского плоскогорья мы относим к южнокавказскому варианту ирано-туранских фриганоидов.

Благодарности

Автор выражает благодарность Г. Ш. Нахуцришвили за ценные советы и М. Н. Хачидзе за помощь в полевых работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Грузинской ССР. Тбилиси; М., 1964. 269 с.

Быков В. А. Общий анализ флоры пустынь Туранской низменности // Структура и продуктивность растительности пустынной зоны Казахстана. Алма-Ата, 1978. С. 3—8.

Василевич В. И. О методах классификации растительности // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1596—1604.

Гагнидзе Р. И. Задачи и актуальные вопросы ботанической географии Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 2004. Вып. 44—45. С. 8—52.

Гроссгейм А. А., Сахокиа М. Ф. Очерк растительности Кабистана // Тр. по геоб. обс. пастбищ ССР Азербайджана / Под ред. А. А. Гроссгейма. Сер. А. Вып. 7. Баку, 1931. 102 с.

Иванишвили М. А. Флора формаций колючеастрагаловых трагакантников северного склона Большого Кавказа. Тбилиси, 1973. 213 с.

Камелин Р. В., Бочанцев В. П., Горелова Т. Г. Краткий очерк флоры Бадхыза. Сосудистые растения // Фисташники Бадхыза. Л., 1989. С. 7—21.

Кудряшова Г. Л. Обзор видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 119—132.

Лачашвили Н. И. Структурный анализ растительности Эльдарской низменности (Восточная Грузия): Дис. канд. биол. наук. Тбилиси, 1989. 157 с.

Маруашвили Л. И. Физическая география Грузии. Тбилиси, 1964. 341 с. (на груз. яз.).

Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естетственных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 210—299.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 6. С. 76—84.

Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000б Т. 85. № 9. С. 26—33.

Прилипко Л. И. Растительный покров Азербайджана. Баку, 1970. 167 с.

Прилипко Л. И. Нагорноксерофитная растительность // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 277—280.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 291 с.

Сахокиа М. Ф. Очерк растительности зимних пастбищ Шекинского нагорья // Тр. по геоб. обс. пастбищ ССР Азербайджана / Под ред. А. А. Гроссгейма. Сер. А. Вып. 9. Баку, 1931. 30 с.

Сахокиа М. Ф. Ботаническое описание окрестностей гор. Тбилиси и по маршруту гор. Тбилиси—плато Шираки // Ботанические экскурсии по Грузии. Тбилиси, 1958. С. 7—30.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 146—205.

Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении // Тр. Бот. ин-та АРМФАН. Тбилиси; Ереван, 1941. 180 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Хачидзе М. Н. Растительный покров Ширакского плоскогорья и Эльдарской низменности (Восточная Грузия): Дис. канд. биол. наук. Тбилиси, 1985. 156 с.

Церетели Д. В. Иверийская часть межгорья // Геоморфология Грузии. Тбилиси, 1971. С. 282—309.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 412 с.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Aufl, Springer, Wien, 1951.

Gagnidze R. Vascular plants of Georgia. A nomenclatural checklist. Tbilisi, 2005. 247 p.

Kubitzki K., Bayer C. Flowering plants. Dicotyledons. *Malvales*, *Capparales* and non-betalain *Caryophyllales* // The families and genera of vascular plants / Ed. by K. Kubitzki. Berlin, 2003. Vol. 5. 418 p.

Lachashvili J., Lachashvili N., Khachidze M. Synopsis of flora of the Vashlovani State reserve. Tbilisi, 2004. 157 p.

Lachashvili N. Phytocenoses of *Reaumuria alternifolia* in the Vashlovani State reserve (East Georgia) // Bull. Georg. Acad. Sci. 2004. Vol. 170. N 1. P. 122—124.

Lachashvili N. New data on *Reaumuria alternifolia* formation (Reaumurieta alternifoliae) // Bull. Georg. Acad. Sci. 2005. Vol. 171. N 3. P. 503—505.

Lachashvili N., Khachidze M. The vegetation of argillaceous badlands of Iori plateau (East Georgia) // Proc. Georgian Acad. Sci., Biol. Ser. B. 2005. Vol. 3. N 4. P. 14—21.

Lachashvili N., Lachashvili J. Floristic composition of argillaceous badland ecosystems of Iori plateau (East Georgia) // Proc. Georgian Acad. Sci., Biol. Ser. B. 2006. Vol. 4. N 1. P. 34—42.

Nakhutsrishvili G. The vegetation of Georgia (Caucasus) // Braun-Blanquetia. Review of geobotanical monographs. Camerino, 1999. Vol. 15. 74 p.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of seed plants. New York, 1995. P. 468.

SUMMARY

Communities of Reaumurieta cistoides formation of the Iori Plateau (East Georgia) located in the central part of the South Caucasus are studied for the first time. The 7 phytocoenoses are distinguished. Their phytocoenological characteristics are presented. In 57 geobotanical descriptions 95 spe-

cies of vascular plants from 70 genera and 30 families are recorded. Families 1—9 comprise 68.4 % (65 species) of the whole specific diversity, the other 32.6 % (30 species) are distributed among 21 families. The leading families are: *Asteraceae* — 13 species (13.9 %), *Poaceae* — 10 (10.5 %), *Chenopodiacea*, *Apiaceae*, *Fabaceae* — 8 (8.4 %) each, *Brassicaceae* — 7 (7.4 %), *Boraginaceae*, *Lamiaceae* — 4 (4.2 %) each, *Liliaceae* — 3 (3.2 %). Among geographic elements, the following ones predominate: Caucasian — 22 species (23.2 %), Caucasian-Suthwest Asian and Mediterranean-Suthwest Asian — 14 (14.7 %) each, Mediterranea-West Asian-Turanian (or Mediterranean-Iranian-Turanian) — 6 (6.3 %), and species with Suthwest Asian-Middle Asian distribution ranges — 13 (13.9 %): West Asian-Turanian — 6 (6.3 %), Turanian, Suthwest Asian, Iranian-Middle Asian — 2 (2.1 %) each and Iranian-Turanian-Central Asian — 1 species. There is no truly Mediterranean species. There are 12 (12.6 %) endemic species of the Caucasus. The taxonomic structure and composition of geographic elements of the flora of Reaumurieta cistoides formations induicate strong influence of West Asian-Turanian flora and decreasing influence of the Mediterranean floristic centre. Local species play an important role. In the life form spectrum, the total number of hemicryptophytes, chamaephytes and phanerophytes exceeds the number of therophytes, i. e. xerophytic and hemixerophytic species with strong root system predominate. Proportion of therophytes is decreased on the above background. The life form spectrum is as follows: therophytes (including biennials) — 35.7 %, hemicryptohytes — 24.2, chamaephytes — 17.8, geophytes — 13.9, phanerophytes — 8.4 %. According to floristic and geobotanic structure, Reaumurieta cistoides formations of the Iori Plateau are considered by the author as a South Caucasian variant of Iranian-Turanian phryganoids.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.579.2

© Г. И. Родионенко

НОВАЯ СИСТЕМА РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*)

G. I. RODIONENKO. A NEW SYSTEM OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 10.12.2007
Окончательный вариант получен 27.05.2008

Приведены причины необходимости проведения ревизии системы рода *Iris*. В роде оставлены виды 4 подродов: *Iris*, *Arillosae*, *Crossiris* и *Nepalensis*. Рассмотрены вопросы эволюции и филогении подродовых групп.

Ключевые слова: род, *Iris*, *Iridaceae*.

В 1947 г. в качестве основного объекта исследования автором были избраны виды и культивары типового рода сем. *Iridaceae* — рода *Iris* L. На редкость длительный период исследования таксонов этого травянистого многолетника состоял из двух этапов: первый длился с 1947 по 1961 г., второй — с некоторыми перерывами, с 1962 по 2006 г.

Всесторонне исследуя этот объект, автор особое внимание сосредоточил на изучении онтогенеза живых растений. Специфика, свойственная различным фазам онтогенеза, изучалась как в стационарных условиях на одном из участков Ботанического сада — «Иридарии», так и в дикой природе во время экспедиционных поездок. Параллельно велась работа и в гербариях нашей страны.

Результаты, полученные в первые годы исследования, привели автора к выводу, что род *Iris* s. l. в существующем объеме очень гетерогенен. В итоге проделанной работы было собрано значительное количество оригинального материала, которым не располагали прежние авторы, причем характер накопившихся данных позволял по-иному подойти к оценке уже созданных классификаций ирисов. Ни одна из существовавших на тот момент систем рода *Iris*, в том числе новейшая из них, предложенная Lawrence (1957), не отвечала требованиям современной систематики. Автор вынужден был взяться за построение новой классификации, которая уменьшила бы гетерогенность исследуемого рода. Анализ собранной информации позволил восстановить роды *Xiphium* Mill. emend. Rodionenko, *Juno* Tratt., *Gynandriris* Parl. и охарактеризовать новый для сем. *Iridaceae* род *Iridodictyum* Rodionenko (Родионенко, 1961).

Работа автора, направленная на уменьшение гетерогенности рода, привлекла внимание и других ботаников (Lenz, 1972; Schulze, 1965; Мавродиев, Алексеев, 2003). L.W. Lenz справедливо обосновал самостоятельность рода *Pardanthopsis* (Hance) Lenz. К сожалению, в своей работе он не ссылается на достаточно важный с таксономической точки зрения признак, подтверждающий родство между *Iris dichotoma* Pall. (*Pardanthopsis dichotoma* (Pall.) Lenz) и *Belamcanda chinensis* (L.) DC.

Этот признак состоит в том, что у обоих сравниваемых таксонов нектар выделяется не в нектаротеку, как у видов рода *Iris*, а проступает каплями на поверхности наружных долей околоцветника у их основания. Эта особенность нектаровыделения впервые была подмечена автором (Родионенко, 1961, с. 64).

W. Schulze (1965) продолжил наши исследования пыльцевых зерен *Iris lazica* Alboff и изложил убедительные доказательства для обоснования нового рода *Siphonostylis* W. Schulze. К сожалению, этот автор не попытался выяснить, к какому из родов сем. *Iridaceae* род *Siphonostylis* близок по своему происхождению. Остается ждать, кому из ботаников удастся найти ответ на этот достаточно сложный вопрос.

Касаясь результатов исследования Е. В. Мавродиева и Ю. Е. Алексеева (2003), следует отметить, что их морфолого-биологический анализ, обстоятельно выполненный, дает убедительную трактовку того, как в процессе приспособительной эволюции могла происходить замена мечевидной пластинки листа на трубчатый тип листа. Можно согласиться и с их доказательствами самостоятельности рода *Cryptobasis* Nevski, описанного С. А. Невским (1937).

В 1999 г. состав сем. *Iridaceae* увеличился еще на один род — *Alatavia* Rodionenko (Родионенко, 1999). Следует отметить, что существовало мнение о наличии близкой родственной связи между видами родов *Iridodictyum* и *Alatavia*. Однако выполненное автором в последние годы исследование филогении рода *Iridodictyum* показало, что виды этого рода возникли в процессе приспособительной эволюции в юго-восточных районах Средиземноморья, в то время как виды рода *Alatavia* несомненно являются представителями флоры Центральной Азии.

Дальнейшее изучение видов рода *Iris* s. l. привело автора к твердому убеждению, что гребенчатые[1] и бородатые ирисы[2] (в системе рода *Iris*, опубликованной автором в 1961, виды подродов *Iris* и *Crossiris*) не образуют с безбородыми ирисами[3] (видами подродов *Limniris* и *Xyridion*) монофилитической группы. Это подтверждается отсутствием межвидовых гибридов как в природе, так и в садоводческой практике, а также данными, полученными при исследовании ирисов на молекулярном уровне (Шнеер, 1990; Tillie et al., 2001). Еще одно доказательство генетической отдаленности этих групп видов будет приведено при характеристике эволюционных особенностей бородатых ирисов. Заметим, что еще в XIX в. к этому же выводу пришел H. Reichenbach (1841), оставивший за родом *Iris* только бородатые и гребенчатые ирисы.

Безбородые ирисы достаточно широко распространены в дикой природе. Их можно встретить в Европе, Азии и Северной Америке. В процессе длительной приспособительной эволюции они распались на две эколого-морфологические группы: сухолюбивые и влаголюбивые безбородые ирисы. Это проявилось даже на самых ранних стадиях их онтогенеза: проростки всех влаголюбивых видов обладают длинным связником семядоли, а сухолюбивых — коротким. В эволюционном и филогенетическом отношениях наиболее сложной и интересной оказалась группа сухолюбивых ирисов. Центральное место в этой группе занял *Iris anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue. Этот вид образно можно назвать «живым ископаемым», и именно он, по мнению автора, мог являться одной из предковых форм сухолюбивых безбородых ирисов. К счастью, корневище этого ириса было подарено автору статьи проф. J. Waddick и было выращено в открытом грунте в пригороде С.-Петербурга. Наблюдения, проведенные за ростом и развитием этого вида, позволили нам выделить признаки, имеющие существенное значение для таксономии и филогении. В результате анализа этих признаков автором предложены основы филогенетической системы сухолюбивых безбородых ирисов (Родионенко, 2008). В итоге сухолюбивые безбородые ирисы были выведены автором из системы рода *Iris*. В сем. *Iridaceae* они вошли в качестве серии самостоятельных родов: *Ophioris* (Y. T. Zhao) Rodionenko (Родионенко, 2004), *Xyridion* (Tausch) Fourr. (Родионенко, 2005), *Sclerosiphon* Nevski (Родионенко, 2006) и *Eremiris* (Spach) Rodionenko (Родионенко, 2006а).

---

[1] Гребенчатые ирисы характеризуются наличием на наружных долях околоцветника гребневидного выроста.

[2] Бородатые ирисы — виды, у которых на наружных долях околоцветника присутствует бородка из многоклеточных волосков.

[3] Безбородые ирисы — виды, у которых на наружных долях околоцветника отсутствует бородка из многоклеточных волосков или гребневидный выступ.

Достаточно обширная, насчитывающая около 50 видов, группа безбородых влаголюбивых ирисов оказалась более генетически однородной. Все виды этой группы вошли в состав восстановленного рода *Limniris* (Tausch) Reichenb. (Родионенко, 2007).

В результате проделанной работы за родом *Iris* были оставлены только виды трех подродов: *Iris*, *Crossiris* и *Nepalensis*. Что касается типового подрода *Iris*, то при последующем изучении видов, его составляющих, возникла необходимость значительную их часть выделить в самостоятельный подрод *Arillosae*. Существенными признаками видов подрода *Arillosae* являются свойственный их семенам крупный светлый ариллус и вскрытие семенной коробочки не тремя створками, а боковыми щелями.

Кратко охарактеризуем особенности видов этих подродов.

Виды подрода *Crossiris* в популярной ирисоводческой литературе фигурируют под именем гребенчатые или *Evansia*-ирисы. Их колыбелью, по-видимому, была территория на юго-востоке Китая. В этом регионе и в настоящее время сосредоточено основное видовое разнообразие гребенчатых ирисов. Из-за своей субтропической природы эти многолетники не смогли расширить свой ареал в северном и северо-западном направлениях. Однако предкам двух видов — *Iris cristata* Solander и *I. lacustris* Nutall — удалось проникнуть на северо-американский континент и адаптироваться к условиям умеренного климата, обретя при этом карликовую форму. Семенам обоих видов присущ небольшой спиралевидный ариллус, который у *I. cristata* обладает липкостью и, видимо, рассчитан на зоохорию.

Гребенчатые ирисы, обитающие в пределах основного ареала, имеют достаточно высокий разветвленный стебель, что дает им преимущество в борьбе за существование. Многим видам свойственны тонкие зеленые корневища, первичная кора которых содержит хлорофилл и многочисленные устьица. Этот признак, так же как и многоцветковый стебель, указывает на достаточно большой исторический возраст гребенчатых ирисов.

В процессе приспособительной эволюции у *I. confusa* Sealy возникла очень своеобразная биоморфа. У большинства видов подрода *Crossiris* в борьбе за выживание с окружающими их травянистыми многолетниками решающую роль играет мощно развитая система столонов. *Iris confusa*, обладающий короткими столонами, избрал иной путь. Его мощно развитый стебель в первой фазе роста мало заметен, так как междоузлия его до предела сближены. Но после развития веера листьев междоузлия, расположенные ниже его, как бы просыпаются и начинают активно расти. В результате вертикальный стебель, по словам B. Mathew (1990), напоминает побег бамбука и достигает в высоту 1 м и более. Из поднятого вверх веера листьев появляется цветонос, который теперь находится в более выгодном положении. Его цветки более заметны насекомым-опылителям, а созревшие семена при покачивании цветоноса могут упасть дальше от материнского растения. Подобная биоморфа является, по-видимому, уникальной в сем. *Iridaceae*. С этими особенностями развития мы познакомились в конце 90-х годов XX в. в оранжерее Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова, выращивая из семян *I. 'nova'*, который некоторые систематики относят к одной из форм *I. confusa*. Продолжительность жизни растений *I. 'nova'* в отличие от *I. confusa* не превышает 3—4 лет. Первый из них размножается преимущественно семенами (Ellis, 1991).

При расширении ареала гребенчатых ирисов в северном и западном направлениях могли возникнуть формы, более приспособленные к умеренному климату. Некоторые из этих форм, как мы предполагаем, могли стать прародителями бородатых ирисов. Генетическое родство *I. tectorum* Maxim. с бородатыми ирисами было доказано еще гибридизационными опытами M. Foster и W. Dykes. Переходные формы могли быть гребенчато-бородатыми. Рудимент гребня встречается до сих пор в цветках такого типичного бородатого ириса, как *I. albertii* Regel. Это заметил еще зоркий глаз ботаника J. G. Baker, причислившего *I. albertii* к секции *Pseudoevansia* (Baker, 1892). Не будучи знакомым с замечанием Baker, автор и сам при изучении в природе этого вида обратил внимание на эволюционную гибкость этого органа. Подтверждением этого положения является и созданная селекционерами многочисленная группа культиваров бородатых ирисов, у которых бородка обрела роговидную, лепестковидную и другие формы.

I. speculatrix Hance и *I. gracilipes* A. Gray, несмотря на наличие гребня на их наружных долях околоцветника, учитывая последние анатомические и молекулярные данные, следует, по мнению T. Hall (2001), отнести к genus *Limniris* sect. *Chinensis*, так же как и представителя северо-американской флоры *I. tenuis* Watson. Тщательное доизучение этих видов поможет уточнить их таксономическое положение в роде *Iris* s. l.

Типовой подрод *Iris* включает в себя 3 секции: *Iris*, *Pumilae* и *Vernae*.

В своих эволюционных построениях автор пришел к выводу, что предками бородатых ирисов (подрод *Iris*) могли быть только гребенчатые ирисы. Вероятно, в неогене в западных регионах ареала гребенчатых ирисов в связи с изменением климата в сторону похолодания и большей засушливости начали появляться формы, более приспособленные к новым условиям. Корневища у этих форм стали более массивными с бóльшим накоплением питательных веществ. Усилилось значение верхушечной почки (апикальное доминирование), изменилась структура листьев — они стали более жесткими, а на их поверхности появился восковой налет. В процессе приспособительной эволюции могли возникнуть формы, у которых сохранился предковый ветвистый стебель, а также формы с редуцированным стеблем. Карликовые формы с одно-двухцветковым стеблем, как более приспособленные к вегетации в степных условиях, смогли занять при движении на запад более обширные территории. Одной из таких форм, существующих и в наше время, является *I. scariosa* Willd. ex Link. (= *I. glaucesens* Bunge). Этому азиатскому карликовому ирису удалось достигнуть южных отрогов Урала и дельты реки Волги.

Что касается форм с разветвленным стеблем, то их продвижение на запад было осложнено меньшей их приспособленностью к засушливым условиям. Мигрировали они, по-видимому, в более медленном темпе, используя при своем продвижении преимущественно предгорья Азиатского континента. Подчеркнем, что подобные путешествия предки современных бородатых ирисов, вероятно, могли совершить при помощи орнитохории. Многие из них в столь трудной миграции, скорее всего, погибли. Другие, найдя для себя благоприятные убежища, обосновывались в них. Примером могут служить *I. kashmiriana* Baker, дико произрастающий только в Кашмире, и *I. albertii*, который обосновался в нескольких урочищах Тянь-Шаня.

Другие азиатские виды, такие как *I. cypriana* Baker et Foster, *I. mesopotamica* Dykes и *I. trojana* Kerner ex Stapf, по-видимому, можно отнести к категории культигенов. К настоящему времени, к сожалению, не сохранились формы азиатских ветвистых, а также карликовых ирисов, которые дошли до Средиземноморья и стали прародителями современных европейских видов. Хотя можно предположить, что одним из них был *I. imbricata* Lindl.

В Европе образовался вторичный центр видо- и формообразования бородатых ирисов, в котором и сформировались виды (многоцветковые с разветвленным стебелем и карликовые), составляющие ныне ядро типового подрода *Iris*. К видам с разветвленным стеблем европейского происхождения можно отнести *I. variegata* L., *I. aphylla* L., *I. pallida* Lam. и, возможно, *I. germanica* L. Последний был описан К. Линнеем по образцу, взятому из сада. Одни из ботаников считают, что *I. germanica* не является видом дикой флоры, другие придерживаются иного мнения. В нашей коллекции был образец этого ириса, собранный З. Т. Артюшенко в 1956 г. в дикой природе в Закарпатье.

Европейские ирисы с разветвленным стеблем могут быть отнесены к более древним формам, чем их ближайшие родственники европейские карликовые ирисы. Многие из структурных особенностей, свойственные сравниваемым группам, подтверждают это положение. Имеются в виду особенности строения корневищ, спат, пыльцевых зерен.

Карликовые виды вследствие своей большей эволюционной гибкости смогли занять и бóльшие территории. Их семенные коробочки стали тонкостенными, способными переноситься ветром на большие расстояния.

Предки бородатых ирисов, ныне входящих в состав подрода *Iris*, по-видимому, приобрели свою бородку из ярко окрашенных многоклеточных волосков в те далекие времена, когда начали свою миграцию из Азии на запад. Бородка, возникшая на пути продвижения насекомого-опылителя к нектаротеке, приближала его спинку к рыльцу и тем самым способствовала опылению чужой пыльцой. Успешное опыление чужой пыльцой стало содействовать появлению межвидовых гибридов. Пример *I. pumila* L., о котором будет сказано ниже, говорит о необычайно высокой энергии, которой обладают некоторые из межвидовых гибридов ирисов. Весьма интересные примеры подобных скрещиваний между видами ирисов дикой флоры Италии приводит в своих исследованиях M. Colasante (2000).

К секции *Pumilae* автор относит карликовые одноцветковые виды европейского происхождения. Типовой вид секции — *I. pumila* — весьма интересен в ботаническом отношении. В ядрах его клеток, как показали исследования L. F. Randolph и J. Mitra (Randolph, Mitra, 1959), содержится полный набор хромосом двух видов: *I. attica* Boiss. et Heldr. и *I. pseudopumila* Tineo. Возможно, подобная генетическая особенность и придала этому виду повышенную эволюционную подвижность. По многим признакам *I. pumila* среди карликовых ирисов является, несомненно, молодым видом. Тем не менее, за сравнительно короткий срок своего существования он, мигрируя с запада на восток, сумел в степной зоне Причерноморья занять огромный ареал. Совершенствуя свою структуру в режиме жесткой экономии, этот вид развил чрезвычайно длинную (до 10 см) цветочную трубку, принявшую на себя функцию цветоноса. Своеобразной чертой, свойственной *I. pumila*, является и то, что до прорастания семени зародыш съедает часть эндосперма.

В восточной части своего ареала популяции *I. pumila*, по-видимому, неоднократно контактируя с популяциями *I. scariosa* Willd. ex Link, породили систему гибридов, одна из популяций которых была названа автором *I. astrachanica* Rodionenko. По мнению Г. Т. Шевченко (устное сообщение), в низовьях реки Волги реально существует только *I. scariosa* и его естественные гибриды. Но с подобным заключением согласиться трудно. Гибриды, встреченные в природе автором и названные *I. astrachanica*, не были идентичны как *I. pumila*, так и *I. scariosa*. Этот молодой вид интересен и в том отношении, что само его существование подтверждает наличие интрогрессивной гибридизации в данном регионе между видами рода *Iris*.

Возвращаясь к *I. pumila*, можно отметить его полиморфизм в западной части ареала, о чем свидетельствуют работы J. Prodan (1934, 1935), и высокую полихромность в восточной части ареала. Благодаря последнему свойству *I. pumila* занял ведущее место в селекции низкорослых бородатых ирисов. Наиболее богатая коллекция природных форм этого вида собрана Г. Т. Шевченко в Ботаническом саду г. Ставрополя.

В качестве исключения в эту же секцию включен двухцветковый *I. timofejewii* Woronow. С *I. pumila* его сближает сходное строение пыльцевых зерен. Этот редчайший вид встречается только во флоре Дагестана и, к сожалению, находится на грани полного исчезновения.

Единственный вид секции *Vernae Iris verna* является также единственным представителем бородатых ирисов во флоре Северной Америки. Он обитает на юго-востоке США в Аппалачских и Озаркских горах. До недавнего времени этот вид из-за отсутствия четко выраженной бородки на наружных долях околоцветника относился ботаниками к группе безбородых ирисов, хотя еще W. Dykes отмечал его явное сходство с *I. pumila*.

Действительно, система его вегетативной сферы характеризует его как бородатого ириса, а в последнее время обратили внимание и на то, что он имеет микроскопическую бородку (Hall, 2001). О генетическом родстве *I. verna* с видами подрода *Iris* свидетельствуют данные, полученные в результате как молекулярных исследований (Tillie et al., 2001), так и при изучении анатомии листа (Wu, Culter, 1985) видов рода *Iris* s. l. Этот вывод подтверждается и удачной попыткой скрещивания *I. verna* с *I. pallida*.

В описании *I. verna* отмечен признак, не свойственный видам подрода *Iris*, — наличие у его семян сочного ариллуса. Этот странный вид нуждается в тщательном исследовании как его онтогенеза, так и всей вегетативной и генеративной сфер. Только после этого можно будет установить истинное таксономическое положение *I. verna*.

Видам подрода *Arillosae* скорее всего были свойственны иные предковые формы, чем ви́дам подрода *Iris*. Генетические связи в группе арилоидных ирисов нуждаются в тщательном доизучении. В настоящий момент с наибольшей вероятностью можно лишь утверждать, что виды секции *Regelia* являются предками видов секции *Oncocyclus*. Подчеркнем, что два важных таксономических признака, возникшие в результате приспособительной эволюции, — бородка и ариллус — сыграли значительную роль при освоении бородатыми ирисами евро-азиатского континента.

Виды подрода *Arillosae* отнесены к 5 секциям: *Regelia*, *Onocyclus*, *Psammiris*, *Hexapogon* и *Pseudoregelia*.

Небольшая секция *Regelia* достаточно неоднородна в генетическом отношении. З. П. Бочанцева, исследовав хромосомы *I. hoogiana* Dykes (2n = 44), *I. stolonifera* Maxim. (2 n = 44), *I. korolkowii* Regel (2n = 22) и *I. lineata* Foster ex Regel (2 n = 22), пришла к выводу, что *I. lineata* является одним из исходных видов этой секции, а *I. stolonifera* и *I. hoogiana* — не тетраплоиды, а природные амфидиплоиды (Бочанцева, 1969). Несомненно, что одним из прародителей *I. stolonifera* была предковая форма *I. lineata*, другой прародитель пока неизвестен.

I. hoogiana обладает тремя качествами, выделяющими его среди видов секции. Его цветкам свойственен сильный приятный аромат. У корневищ в процессе эволюции возникли тонкие длинные подземные столоны, дающие ему возможность существовать среди густого травостоя. Третьим, ценным для селекционеров качеством, являются его необычайно высокие адаптивные способности, которые могут быть использованы путем гибридизации при осеверении видов секции *Oncocyclus*.

Виды обширной секции *Oncocyclus* в настоящее время сконцентрированы в двух центрах формо- и видообразования. Первый центр занимает засушливые районы Закавказья и прилегающие к ним районы Турции и Ирана. Второй, более мощный и, по-видимому, более молодой центр, сформировался на Ближнем Востоке. Два вида — *I. ewbankiana* Foster и северная популяция *I. acutiloba* C. A. Mey. — откололись от первого центра. Последняя сумела проникнуть в Дагестан и там встречается только в одном из прибрежных районов. *I. ewbankiana* произрастает в западных районах Туркмении. Между *I. ewbankiana* и представителем секции *Regelia* — *I. korolkowii* — прослеживается близкая генетическая связь: у обоих видов остролепестные доли околоцветника и сходный округлый тип пыльцы. Вторым примером генетической близости видов этих секций является описанный в 1972 г. *I. afghanica* Wendelbo, представитель секции *Regelia*, который по наличию одного цветка на цветоносе и по его форме легко может быть принят за один из видов секции *Oncocyclus*.

Формирование биологически полезных видам секции *Oncocyclus* свойств происходило под влиянием усиления засушливости климата этих регионов Азии. Виды этой секции в процессе эволюционной перестройки постепенно потеряли многоцветковый стебель и стали одноцветковыми с сильно укороченным стеблем. Чтобы привлечь насекомых-опылителей, им пришлось увеличить размеры цветка и усилить яркость его окраски. Поэтому, несмотря на невысокий цветонос, цветки этих ирисов видны с большого расстояния.

Среди бородатых ирисов именно видам секции *Oncocyclus* свойственно необычайно высокое разнообразие форм и окрасок цветка. Автор полагает, что причина последнего кроется в первую очередь в одноцветковости их стебля.

В силу того, что пыльца и рыльце созревают в разное время, цветок у них не способен к самоопылению и может опылиться только пыльцой, приносимой насекомыми с других растений. А перекрестное опыление всегда способствовало рождению многочисленных новых форм. Именно благодаря одноцветковости земли, занятые в природе этими ирисами, напоминают экспериментальные поля селекционеров. Академику А. А. Гроссгейму при описании открытого им *I. camillae* Grossh. пришлось одновременно описать еще и 16 его внутривидовых таксонов (Гроссгейм, 1940). Главным опылителем цветков ирисов этой секции, произрастающих в Закавказье, по наблюдениям автора данной статьи, является крупная пчела из рода *Xylocopa*. Посещая цветок, ксилокопа может рассчитывать только на пыльцу, так как ни у одного из обследованных цветков автор нектара не обнаружил.[4] Зато пыльники их мощны и богаты пыльцой.

Поскольку в регионах обитания видов секции *Oncocyclus* далеко не каждая весна благоприятна для появления всходов, у семян возникла способность, находясь в почве, длительно сохранять всхожесть. Семена прорастают неодновременно, некоторые из них могут взойти через 8—10 лет.

---

[4] Согласно B. Mathew (1990), недавно был найден вид *I. nectarifera* Güner — ирис нектаронесущий.

В процессе приспособительной эволюции у семян видов этой секции возник крупный присемянник. Это образование оказалось хорошей приманкой для муравьев. В Ташкентском ботаническом саду автору удалось наблюдать, как на выпавшие из коробочек семена *I. iberica* Hoffm набрасывались крупные черные муравьи и быстро куда-то их уносили. Этим ирисам возможно свойственна и орнитохория.

Сотрудник Тбилисского ботанического сада Б. Д. Гавриленко был самым выдающимся исследователем ирисов секции *Oncocyclus* в Закавказье. В этом регионе не оставалось места, где бы он не побывал в поисках этих растений. Им была собрана богатая коллекция внутривидовых форм и межвидовых гибридов, написано множество статей и совместно с Н. А. Кахеладзе издана первая в СССР книга об ирисах этой секции (на грузинском языке) (Кахеладзе, Гавриленко, 1958).

В отдельные годы, в очень засушливые весны, он наблюдал необычное явление, когда ирисы секции *Oncocyclus*, чтобы не погибнуть, погружались в годичную спячку, не проявляя на поверхности земли никаких признаков жизни (устное сообщение).

Исторически сложилось так, что типовым видом *Oncocyclus* стал *I. paradoxa* Stev. — самый нетипичный представитель группы *Oncocyclus*, недаром названный C. Steven парадоксальным. Наружные доли околоцветника *I. paradoxa* лишены типичной для *Oncocyclus* бородки, резко уменьшены в размерах и по всей поверхности покрыты короткими волосками.

Узловым видом секции *Psammiris* является *I. humilis* Georgi (syn. *I. flavissima* Pall., *I. arenaria* Waldst. et Kit., *I. pineticola* Klok.). Само название секции говорит о песколюбии видов, относимых к ней. *I. humilis*, используя свои многочисленные тонкие подземные стебли — столоны, хорошо приспособился к легким песчаным грунтам. Ареал этого карликового вида необычайно обширен. По данным американского ботаника J. Waddick (1992), он протянулся с востока на запад на 8000 км. Конечно, на столь протяженном ареале он не мог оставаться абсолютно однородным, однако, по мнению B. Mathew (1990), которое поддерживает и автор статьи, многочисленные вариации *I. humilis* не следует рассматривать в качестве самостоятельных видов.

По холодостойкости *I. humilis* может занять первое место среди всех бородатых ирисов. Речь идет о его сибирских популяциях. Согласно исследованиям В. М. Доронькина (1987), этот вид встречается в Сибири до 58° с. ш.

I. bloudowii Bunge генетически близок к *I. humilis*, но, по данным изучавших его ботаников (B. Mathew, 1990) и нашим наблюдениям, не склонен к столонобразованию. В своих миграциях на запад далее массива Алтайских гор он не продвинулся.

Что касается недавно открытых *I. curvifolia* Y. T. Zhao и *I. psammocola* Y. T. Zhao, которые по своей морфологии и географическому распространению тяготеют к видам этой секции, то автору настоящей статьи они совершенно не знакомы. В описаниях, данных Y. T. Zhao, нет сведений о наличии или отсутствии у семян этих ирисов такого таксономически значимого признака, как ариллус.

Большой научный интерес представляет секция *Hexapogon*. Виды, входящие в нее — *I. falcifolia* Bunge и *I. longiscapa* Ledeb., — обитают в пустынях Туркмении (Каракумы и Кызылкум), в восточном Иране, западном и южном Афганистане. Автора очень интересовали структурные и биологические особенности, позволяющие этим видам существовать в экстремальных условиях пустыни. В мае 1964 г. были проведены наблюдения за *I. longiscapa* в Каракумах. К этому времени *I. longiscapa* уже имел зрелые семенные коробочки.

Осуществив раскопки корневой системы, расположенной в легкой лёссовидной почве, автор обнаружил, что вся интенсивная жизнь корневища сосредоточена в уменьшенном до предела приросте текущего года. Этот прирост несет 5—6 листовых следов и четко заметные почки: центральную и боковые, меньшего размера. Все почки с острозубчатой вершиной. Из центральной почки развивается в следующем году цветонос. Боковые почки при благоприятных условиях продуцируют листовые пучки и дают начало новым звеньям корневищ. Неожиданным оказалось то, что каждая из боковых почек была неразрывно связана с утолщенным придаточным корнем (табл. I). При разрыве куста такой корень с почечкой способен образовать самостоятельную особь (табл. II). Эта биоморфа была условно названа автором «корнепочковой». У других видов рода *Iris* подобная биоморфа пока не обнаружена.

Срез утолщенного корня дает слабую реакцию на йод: только через 30—40 мин окрасились редко разбросанные по ткани крахмальные зерна. Следовательно, утолщенные корни *I. longiscapa* выполняют две функции: служат для сохранения запаса питательных веществ, а главное — влаги.

Своеобразным резервуаром воды являются и сочные влагалища уже увядших листьев. В этом автор легко убедился, сняв с них тонкий слой кожицы. Клетки мезофилла влагалищной части оказались заполненными влагой, которая буквально брызгала при надавливании на эту ткань препаровальной иглой. Реакция на йод отсутствовала.

Характеризуя виды секции *Pseudoregelia*, заметим, что свойственный им характер эволюционных преобразований представляет большой научный интерес. Так, при исследовании корневой системы *I. mandshurica* Maxim.[5] автором было установлено, что в процессе приспособительной эволюции у него произошла редукция корневища и оно заняло не горизонтальное, а вертикальное положение. Каждое годичное звено корневища стало жить не более двух лет. Эта начальная фаза редукции подземной части стебля прослеживается и у многих других видов секции *Pseudoregelia*. А у видов подрода *Nepalensis* редукция корневища в процессе приспособительной эволюции дошла до таких пределов, что ряд зарубежных ботаников именуют эти остатки корневища «точкой роста». На самом деле эти виды породили новую биоморфу. Морфологически их следует считать уже не корневищными, а клубнелуковичными многолетниками. Но подобная биоморфа едва ли смогла вынести жесткую борьбу за существование, если бы функцию накопления питательных веществ не взяли на себя придаточные корни. Сходное явление наблюдается и у представителя секции *Pseudoregelia* — *I. tigridia* Bunge ex Ledeb. Только его утолщенные корни выполняют в основном функцию своеобразных резервуаров для сохранения запаса влаги.

К секции *Pseudoregelia*, судя по их описанию, тяготеют также *I. cuniculiformis* Noltie et K.Y. Guan и *I. sichuanensis* Y. T. Zhao, но, к сожалению, нет сведений о наличии или отсутствии у их семян ариллуса.

Что касается видов подрода *Nepalensis*, то они наименее всего изучены. Кроме того, вероятно, под одним и тем же видовым названием нередко фигурируют разные виды. Этим можно объяснить, например, тот факт, что абсолютно разными оказались результаты исследования пыльцевых зерен *I. decora* Wallich (syn. *I. nepalensis* D. Don), выполненные автором (Родионенко, 1961) и Schulze (1969). В этом подроде есть вид, имеющий бородку и ариллус — *I. barbatula* Noltie et K.Y. Guan, вид с гребнем и ариллусом — *I. decora* и вид с ариллусом, не имеющий ни гребня, ни бородки — *I. staintonii* Hara (Hall, 1994), на основании чего можно сделать вывод, что ариллус, по-видимому, появился раньше бородки. *I. decora* может служить ярким примером гетеробатмии: его цветок продолжает сохранять древний признак — гребни на наружных долях околоцветника, а подземные органы эволюционно молоды.

---

[5] В 1967 г. автором изучались растения одной из популяций *I. mandshurica* флоры Дальнего Востока на остепненных холмах в окрестностях Краскино (Приморский край).

Подводя итог сказанному, необходимо подчеркнуть, что в предельно южных широтах восточной части ареала рода *Iris*, на горных склонах, большей частью на высоте 3000—4000 м над ур. м., могут быть еще обнаружены виды, которые дополняют наши знания о филогении рода. Автор назвал бы этот регион своеобразным ирисовым рефугиумом.

Весьма важным с филогенетической точки зрения фактом является то, что даже в этом рефугиуме не найдены луковичные биоморфы ирисов. С точки зрения автора, они и не могут быть найдены. Это еще раз свидетельствует о наличии большого генетического разрыва между *Pogon*- и *Apogon*-ирисами.

Предлагаемая система рода *Iris* является результатом 60-летней работы автора с видами этого рода. Однако автор не считает ее окончательно завершенной, поскольку еще недостаточно изучены морфолого-биологические особенности видов подродов *Arillosae* и *Nepalensis*.

Роды, входившие прежде в род *Iris*, по степени родства могут быть распределены между тремя трибами. К первой следует отнести роды *Iris*, *Pardanthopsis* и *Belamcanda*. Ко второй — *Ophioiris*, *Xyridion*, *Sclerosiphon*, *Cryptobasis*, *Eremiris*, *Xiphium*, *Iridodictyum*, *Hermodactylus* и *Limniris*. Род *Juno*, по-видимому, должен быть представлен отдельной трибой. Таксономическое положение двух родов *Alatavia* и *Siphonostylis* пока остается неясным.

Iris L. 1753, Sp. Pl.: 38; Родионенко, 1961, Род Ирис : 179—200; Mathew, 1981, The *Iris* : 14.

Typus: *Iris germanica* L.

Subgen. 1. *Iris*

Typus: generis

Sect. 1. *Iris*

Typus: generis

Species: *I. albertii* Regel, *I. albicans* Lange, *I. aphylla* L., *I. florentina* L., *I. germanica* L., *I. griffithii* Baker, *I. imbricata* Lindley, *I. kashmiriana* Baker, *I. marsica* I. Ricci et Colasante, *I. pallida* Lam., *I. reichenbachii* Heuffel, *I. scariosa* Willd. ex Link, *I. schachtii* Markgraf, *I. suaveolens* Boissier et Reuter, *I. subbiflora* Brotero, I. *variegata* L.

Sect. 2. Pumilae (Baker) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* group *pumila* Baker, 1876, Gard. Chron. nov. ser. 3, 6 : 647, p.p.; *Iris* ser. *Pumilae* (Baker) G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 353; Доронькин, 1990, Бот. журн. 75, 3 : 414.

Typus: *I. pumila* L.

Species: *I. alexeenkoi* Grossh., *I. astrachanica* Rodionenko, *I. attica* Boiss. et Heldr., *I. lutescens* Lam., *I. pseudopumila* Tineo, *I. pumila* L., *I. timofejewii* Woronow.

Sect. 3. *Vernae* (Diels) Rodionenko stat. et comb. nov. — *Iris* sect. *Apogon* subsect. *Vernae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Planzenfam., 2 Aufl., 15 a : 502.; *Iris* subgen. *Limniris* subsect. *Apogon* ser. *Vernae* (Diels) G. Lawr., Родионенко, 1961, Род Ирис : 189.

Typus: *I. verna* L.

Species: *I. verna* L.

Subgen. 2. Arillosae Rodionenko subgen. nov. — Semina arillo / Capsula rimis lateralibus dehiscens.

Семена с ариллусом. Коробочка вскрывается боковыми щелями.

Typus: *Iris iberica* Hoffm.

Sect. 1. *Regelia* Lynch, 1904, Book Iris : 116; Dykes, 1913, Gen. *Iris* : 123; Mathew, 1981, The *Iris* : 61. — *Iris* subsect. *Regelia* Rodionenko, 1961, род Ирис : 198.

Lectotypus: *Iris korolkowii* Regel.

Species: *I. afghanica* Wendelbo, *I. darwasica* Regel, *I. heweri* Grey-Wilson et Mathew, *I. hoogiana* Dykes, *I. korolkowii* Regel, *I. kuschkensis* Grey-Wilson et Mathew, *I. lineata* Foster ex Regel, *I. stolonifera* Maxim.

Sect. 2. *Oncocyclus* (Siems.) Baker, 1876, Gard. Chron. Ser. 3, 5 : 788; Mathew, 1981, The *Iris* : 40. — *Oncocyclus* Siems, 1846, Bot. Zeit. 4 : 706. — *Iris* subgen. *Oncocyclus* (Siems) Alefeld, 1863, Bot. Zeit. 21 : 296; Baker, 1877, Journ. Linn. Soc. London Bot. 16 : 142. — *Iris* subsect. *Oncocyclus* (Siem.) Benth, 1882, Hook. Gen. Pl. 3 : 687; G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 355; Родионенко, 1961, Род Ирис : 199.

Typus: *I. paradoxa* Steven.

Species: *I. acutiloba* C. A. Mey., *I. annae* Grossh., *I. antilibanotica* Dinsmore, *I. assadiana* Chaudhary, Kirkwood et Weymouth, *I. atrofusca* Baker, *I. atropurpurea* Baker, *I. auranitica* Dinsmore, *I. barnumae* Baker et Foster, *I. basaltica* Dinsmore, *I. biggeri* Dinsmore, *I. bismarkiana* E. Damman et C. Sprenger, *I. bostrensis* Mouterde, *I. camillae* Grossh., *I. cedretii* Dinsmore ex Chaudhary, *I. damascena* Mouterde, *I. elizabethae* Siehe, *I. gatesii* Foster, *I. grossheimii* Woronow, *I. haynei* (Baker) Mallet, *I. iberica* Hoffm., *I. elegantissima* Sosn., *I. lycotis* Woronow, *I. jordana* Dinsmore, *I. kirkwoodii* Chaudhary, *I. lineolata* (Trautv.) Grossheim, *I. lortetii* Barbey, *I. mariae* Barbey, *I. media* Stapf, *I. medwedewii* Fomin, *I. nectarifera* Güner, *I. nigricans* Dinsmore, *I. paradoxa* Stev., *I. samariae* Dinsmore, *I. sari* Schott ex Baker, *I. schelkownikowii* Fomin, *I. sofarana* Foster, *I. susiana* L., *I. swensoniana* Chaudhary, *I. westii* Dinsmore, *I. yebrudii* Dinsmore ex Chaudhary.

Sect. 3. *Psammiris* (Spach) J. Taylor, 1976. Proc. Biol. Soc. Washington, 89, 5 : 417 ; Mathew, 1981, The *Iris* : 38. — *Iris* subgen. *Psammiris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat. (Paris), 3, 5 : 110.

Typus: *Iris humilis* Georgi (= *I. arenaria* Waldst. et Kit.).

Species: *I. humilis* Georgi, *I. bloudowii* Bunge.

Sect. 4. *Hexapogon* (Bunge) Baker, 1876, Gard. Chron. 3, 5 : 787; Родионенко, 1961, Род Ирис : 198; Mathew, 1981, The *Iris* : 64. — *Iris* subgen. *Hexapogon* Bunge ex Alefeld, 1863, Bot. Zeit. 21 : 296. — *Iris* subsect. *Hexapogon* Benth. 1882, Gen. Pl. 3 : 687; G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 354.

Typus: *Iris falcifolia* Bunge.

Species: *I. falcifolia*, *I. longiscapa* Ledeb.

Sect. 5. *Pseudoregelia* Dykes, 1913, Gen. *Iris* : 129; Taylor, 1976, l. c. : 418; Mathew, 1981, The *Iris* : 66. — *Iris* subsect. *Pseudoregelia* (Dykes) G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 356; Родионенко, 1961, Род Ирис : 199.

Typus: *Iris kamaonensis* Wall. ex D. Don.

Species: *I. dolicosiphon* Noltie, *I. goniocarpa* Baker, *I. hookeriana* Foster, *I. kamaonensis* Wallich ex D. Don, *I. mandschurica* Maxim., *I. tigridia* Bunge ex Ledeb.

Subgen. 3. *Crossiris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat. sér. 3, 5 : 110; Родионенко, 1961, Род Ирис : 193. — *Iris* sect. *Lophiris* Tausch, 1823, Hort. Canalius, 1 : [11]; Mathew, 1981, The *Iris* : 69. — *Iris* subsect. *Evansia* Bentham, 1882, in Bentham et Hooker, Gen. Plant. 3 : 687; G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 363.

Typus: *Iris japonica* Thunb. (= *I. fimbriata* Vent.).

Sect. 1. Crossiris (Spach) Rodionenko comb.et stat. nov. — *Iris* subgen. *Crossiris* Spach, 1846, l. c. : 110, s. str.

Typus: subgeneris.

Species: *I. confusa* Sealy, *I. formosana* Ohwi, *I. japonica* Thunb., *I. milesii* Foster, *I. tectorum* Maxim., *I. wattii* Baker.

Sect. 2. *Lophiris* Tausch, 1823, Hort. Canalius, 1 : [11]; Родионенко, 1961, Род Ирис : 194.

Lectotypus (Rodionenko, 1961 : 195) : *Iris cristata* Solander.

Species: *I. cristata, I. lacustris* Nutall.

Subgen. 4. *Nepalensis* (Dykes) Lawr. 1953, l. c. : 363; Родионенко, 1961, Род Ирис : 193; Mathew, 1981, The *Iris* :132. — *Iris* sect. *Nepalensis* Dykes, Gen. *Iris* : 184.

Typus: *Iris decora* Wallich (= *I. nepalensis* D. Don).

Species: *I. barbatula* Noltie et Guan, *I. collettii* Hooker, *I. decora, I. staintonii* Hara.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцева З. П. Кариосистематика и морфология видов *Iris* из секции *Regelia* // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1969. Вып. 5. С. 118—130.

Гросcгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Дороньки B. M. Семейство *Iridaceae* // Флора Сибири. Семейство *Araceae* — *Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. С. 113—125.

Кахеладзе Н. А., Гавриленко Б. Д. Грузинский ирис (на груз. языке). Тбилиси, 1958. 26 с.

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50—55.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. М.; Л., 1937. Вып. 4. С. 199—346.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Родионенко Г. И. Alatavia — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 103—109.

Родионенко Г. И. Ophioiris — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1359—1361.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 12. С. 1895—1898.

Родионенко Г. И. Eremiris — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 11. С. 1707—1712.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Limniris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 4. С. 547—554.

Родионенко Г. И. Вопросы филогении и систематики «безбородых ирисов» (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 321—329.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—809.

Baker J. G. Handbook of the *Irideae*. London, 1892. 247 p.

Colasante M. Systematics of *Iris*: species and hybrids // Printed papers of an International Symposium on *Iris*. New Zealand Iris Society. 2000. P. 20—37.

Ellis J. R. Evansia Irises: Two new species? // The *Iris* Year Book (British Iris Society). 1991. P. 96—97.

Hall T. Iris sraintonii Hara // The *Iris* Year Book (British Iris Society). 1994. P. 49—51.

Hall T. Iris tenuis Wats. — a new perspective // The *Iris* Year Book (British Iris Society). 2001. P. 81—83.

Lawrence G. H. M. A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. 1953. Ithaca, New York, Vol. 8. Fasc. 4. P. 346—371.

Lenz L. W. The status of *Pardanthopsis* //Aliso. California. 1972. Vol. 7. N 4. P. 401—403.

Mathew B. The *Iris*. Portland. Oregon, 1990. 215 p.

Prodan J. Die *Iris* — Arten Rumänies // Bull. Jarcl. Mus. Bot. 1934. Vol. 14. N 3/4. P. 1—247.

Prodan J. Die *Iris* — Arten Rumänies // Bull. Jarcl. Mus. Bot. 1935. Vol. 15. N 1/4. P. 65—130.

Randolph L. F., Mirta J. Karyotypes of *Iris pimila* and related species //Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46. N 2. P. 93—102.

Reichenbach H. Th. L. Repertorium Herbarii sive nomenclator generum plantarum systematicus. Dresden; Leipzig, 1841. 240 p.

Schulze W. Siphonostylis, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Österr. Bot. Zeitschr. 1965. Bd 112. H. 3. S. 331—343.

Schulze W. Junopsis, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Österr. Bot. Zeitscht. 1969. Bd 117. S. 327—331.

Tillie N., Chase M. W., Hall T. Molecular studies in the genus *Iris* L.: a preliminary study // Annali di botanica. 2001. n.s. Vol. 1. N. 2. P. 105—112.

Waddick J.W. Chinese *Iris* in the Wild and in the Garden // *Iris* of China. I. Portland. Oregon, 1992. P. 17—69.

Wu Q.-G., Culter D. F. Taxonomic, evolutionary and ecological implication of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. N 3 P. 253—303.

SUMMARY

Arguments are adduced for the necessity to revise the system of the genus *Iris*. The species of 4 subgenera, *Iris*, *Arillosae*, *Crossiris* and *Nepalensis* are retained in the genus. The problems of evolution and phylogeny of subgeneric groups are discussed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (571.54)

© Г. П. Урбанавичюс,[1] И. Н. Урбанавичене[2]

MELANELIXIA VILLOSELLA (*PARMELIACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ РОССИИ ВИД ИЗ ВОСТОЧНОГО САЯНА

G. P. URBANAVICHUS, I. N. URBANAVICHENE.
MELANELIXIA VILLOSELLA (*PARMELIACEAE*), A NEW SPECIES TO THE LICHEN FLORA OF RUSSIA FROM EASTERN SAYAN

[1] Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
Мурманская обл., г. Апатиты, ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник МПР РФ
671120, Бурятия, Кабанский р-н, пос. Танхой
E-mail: urbirina@yandex.ru
Поступила 22.01.2008

Приведены данные (описание, экология, распространение) о новом для лихенофлоры России виде *Melanelixia villosella* из Восточного Саяна, хр. Кропоткина (Республика Бурятия).

Ключевые слова: лишайник, *Melanelixia villosella*, *Parmeliaceae*, Южная Сибирь, Россия.

В августе 2007 г. авторами были проведены лихенологические исследования в Восточных Саянах, на Окинском плато, расположенном в пределах Окинского р-на Республики Бурятия. Здесь нами обследованы долины рек Сенца и Жом-Болок (левые притоки р. Ока, бассейн р. Ангара), ранее лихенологами не посещавшиеся. В ландшафтном отношении район исследования относится к Окинскому горно-долинному лесостепному округу Окинской горно-таежно-гольцовой провинции Южно-Сибирской горной области. Наиболее интересные находки сделаны в урочище «Олон-Нур», занимающем расширенный участок долины р. Жом-Болок тектонического происхождения, полностью покрытого лавовым потом (Папаев, 2007). По бортам долины просматриваются чередования выходов коренных метаморфических пород, многочисленных «древних» каменистых осыпей, заросших мхами, и сравнительно «молодых» (активных) осыпей. Особый интерес представляют нагромождения базальтовых глыб до 5—7 м в поперечнике по левому борту долины, заросших лишайниками и мхами. В данной местности (Олон-Нур) развиты довольно богатые кедрово-лиственничные кустарниково-разнотравные леса с участием ели. В подлеске растут папоротник, полевица, смородина, малина, спирея, княжек сибирский, бадан, линнея северная, представители семейств камнеломковых.

Из коллекции лишайников, собранных с замшелых скал, нами был определен редкий вид из рода *Melanelixia* O. Blanco et al., ранее в России неизвестный. Поскольку вид впервые указывается для России, приводим его описание согласно T. L. Esslinger (2002) с учетом собственных наблюдений. Образцы хранятся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Melanelixia villosella (Essl.) O. Blanco et al., 2004, Mycol. Res. 108 (8) : 882.

Parmelia villosella Essl., 1977, J. Hattori Bot. Lab. 42 : 96. — *Melanelixia villosella* (Essl.) Essl., 1978, Mycotaxon 7 : 49.

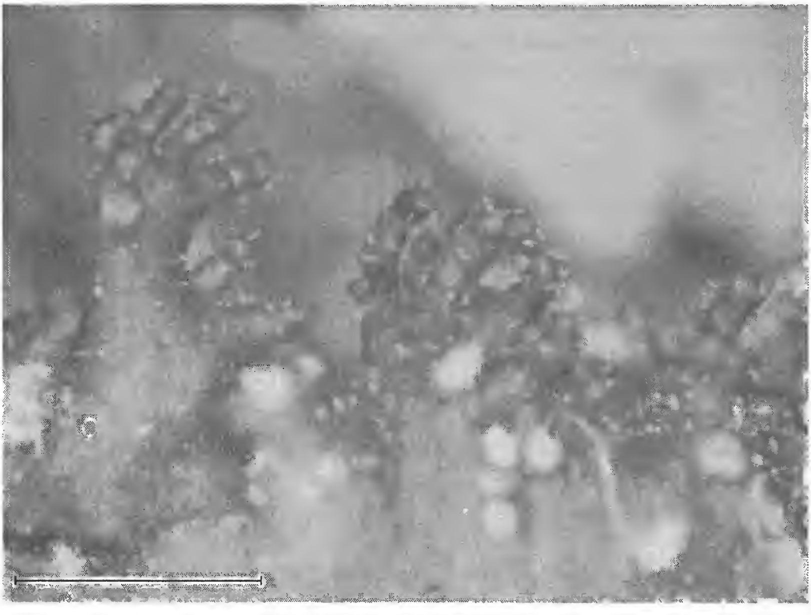
Type collection: Northewest Himalayas, Chini, Himachal Pradesh, India, Skoliczka 337 (Holotype H-Nyl 34397).

Таллом листоватый, рыхло или плотно прикрепляется к субстрату, достигает 3—6 см в диам. (наши образцы до 3—4 см), образует округлые или неправильной формы розетки, с изидиями, без соредий (см. рисунок). Лопасти 3—4(—5) мм шир., по краю немного приподнятые, округлые или слегка городчатые, редко разделенные на узкие доли. Верхняя поверхность лопастей оливково-коричневая до красновато-коричневой, матовая или на концах блестящая, гладкая, к центру иногда морщинистая, с многочисленными бесцветными гиалиновыми мелкими (20—25 мкм дл.) волосками, особенно хорошо развитыми на кончиках лопастей и изидиях. Изидии цилиндрические, простые или ветвящиеся, 0.5—1 мм выс., 0.05—0.2 мм толщ., обычно густо расположенные, преимущественно на поверхности лопастей, редко по краю; когда обламываются вместе с кусочком коры, обнажается белая сердцевина. Нижняя поверхность таллома коричневая, к периферии более светлая, к центру чернеющая, с редкими одноцветными ризинами, до 1 мм дл.

Апотеции у наших образцов отсутствуют; по T. L. Esslinger (2002) встречаются не часто, сидячие, 2—4 мм в диам., с плоским или вогнутым диском и ровным или кренулированным краем, несущем на себе такие же гиалиновые волоски, как на талломе. Споры 11.5—14 × 5.5—8 мкм, по 8 в сумке.

Пикнидии, по T. L. Esslinger (2002), встречаются не часто; у наших образцов — многочисленные, черные, погруженные в таллом.

Содержит леканоровую кислоту. Сердцевина при действии гипохлорита кальция $Ca(ClO)_2$ и совместно едкого калия KOH и $Ca(ClO)_2$ окрашивается в красный цвет, от KOH не изменяется.



Изидии *Melanelixia villosella* с гиалиновыми волосками (ориг.).

Белые пятна на лопастях — обнаженная сердцевина в местах облома изидий. Масштабная линейка — 1 мм.

Местонахождение в России: Восточный Саян, Республика Бурятия, Окинский р-н, подножие хр. Кропоткина, долина р. Жом-Болок, 52°41′15.9″ с. ш., 99°18′04.8″ в. д., 1530 м над ур. м., между потоком застывшей лавы и скалами на левом берегу, на замшелых скалах. 18 VIII 2007. LE; Окинский р-н, долина р. Сенца, южный склон хр. Хайрхан, в 1.3 км на запад от устья р. Хойто-Гол, 52°35′56.5″ с. ш., 99°01′25.7″ в. д., 1695 м над ур. м., на поверхности вертикальных скальных выходов. 8 VIII 2007.

Общее распространение: достоверно известен из Азии (Индия, Пакистан, Непал, Китай). Образцы из Сев. Америки (США, штаты Юта и Аризона) не имеют гиалиновых волосков, но условно отнесены к данному виду и, вероятно, могут представлять собой новый таксон (Esslinger, 2002).

По указаниям P. K. Divakar, D. K. Upreti (2005), *M. villosella* на севере Индии в Западных Гималаях (Химчал-Прадеш, Джамму и Кашмир, Утар Анчал) довольно обычен на высотах 2200—3800 м над ур. м., где обитает на коре хвойных деревьев, реже на скалах или земле. Недавно также обнаружен в Китае — провинции Шаанкси, Сычуань (Chen, Esslinger, 2005).

В России известны два близких вида из рода *Melanelixia* — *M. glabra* (Schaer.) O. Blanco et al. и *M. glabroides* (Essl.) O. Blanco et al., имеющие подобные гиалиновые волоски на лопастях, но хорошо отличающиеся полным отсутствием изидий. Некоторое сходство может наблюдаться с более широко распространенным изидиозным видом *M. fuliginosa* (Fr. ex Duby) O. Blanco et al., у которого, тем не менее, отсутствуют подобные гиалиновые волоски, изидии более тонкие, до 0.1 мм толщ.

Благодарности

Авторы признательны Л. Е. Стрелюк (Центр детского и юношеского туризма и краеведения, Иркутск) за содействие в организации полевых работ в Окинском р-не Республики Бурятия.

Экспедиционные исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Папаев А. П. Эколого-географические особенности вулканогенных ландшафтов Восточного Саяна (на примере долины р. Жом-Болок): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Улан-Удэ, 2007. 21 с.

Chen Jian-Bin, *Esslinger T. L. Parmeliaceae* (Ascomycota) lichens in China‘s mainland. IV. Melanelia species new to China // Mycotaxon. 2005. Vol. 93. P. 71—74.

Divakar P. K., *Upreti D. K.* Parmelioid lichens in India (A revisionary study). Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun, 2005. 488 p.

Esslinger T. L. Melanelia / T. H. Nash, III, B. D. Ryan, C. Gries, F. Bungartz (eds). Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Arizona. 2002. Vol. 1. P. 274—286.

SUMMARY

Melanelixia villosella (*Parmeliaceae*), a new species to the lichen flora of Russia, was found for the first time in the South Siberia (Buryatia Republic, Eastern Sayan Ridge). The description of the species, its picture, ecology and distribution are given.

УДК 582.34 : 581.9(47 + 57)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© **О. М. Афонина,[1] Е. А. Игнатова[2]**

SYNTRICHIA AMPHIDIACEA (*POTTIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ МХОВ РОССИИ

O. M. AFONINA, E. A. IGNATOVA. *SYNTRICHIA AMPHIDIACEA* (*POTTIACEAE*),
A NEW SPECIES FOR THE MOSS FLORA OF RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: stereodon@yandex.ru
[2] Московский государственный университет, биологический факультет
119991 Москва, Воробьевы горы
E-mail: misha_ignatov@list.ru

Поступила 06.10.2008

Syntrichia amphidiacea — довольно распространенный вид на юге Мексики и в Центральной Америке, также встречающийся на севере Южной Америки, на юго-востоке США, в Африке и Папуа-Новой Гвинее, впервые обнаружен в Северной Азии (Забайкальский и Приморский края). Приводятся описание вида, иллюстрации и сравнение с близким видом *Syntrichia gemmascens*.

Ключевые слова: мхи, *Pottiaceae*, *Syntrichia amphidiacea*, распространение, Россия, Забайкальский край, Приморский край.

Syntrichia amphidiacea (Müll. Hal.) R. H. Zander была описана в 1874 г. из Мексики; в настоящее время она известна также в Центральной Америке, на севере Южной Америки, на юго-востоке Северной Америки (как редкий вид), в юго-восточной Африке, на островах Зеленого мыса и в Папуа-Новой Гвинее. B. D. Mishler (2007) считает этот вид реликтом древней тропической флоры. Его находка на территории России в Забайкальском крае и в Приморье довольно неожиданна, хотя известно довольно большое число видов мхов и сосудистых растений с дизъюнктивным ареалом, встречающихся на востоке Америки и востоке Азии, а некоторые виды известны также и из Африки. Сходное с *S. amphidiacea* распространение имеют, например, *Brothera leana* (Sull.) Müll. Hal., *Herpetineuron toccoae* (Sull. et Lesq.) Cardot, *Taxiphyllum taxirameum* (Mitt.) M. Fleisch.

Syntrichia amphidiacea (Müll. Hal.) R. H. Zander, 1993, Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 32 : 267. — *Barbula amphidiacea* Müll. Hal., 1874, Linnaea 38 : 639. — *Tortula amphidiacea* (Müll. Hal.) Broth., 1902, Nat. Pflanzenfam. 1(3) : 434. — *Tortula caroliniana* Andrews, 1920, Bryologist 23 : 72. — *Tortula tanganyikae* Dix., 1938, J. Bot. 76 : 252. — *Tortula subcaroliniana* Bizot, 1969, Svensk Bot. Tidskr. 63 : 446. — *Tortula novo-guinensis* E. B. Bartram, 1945, Bryologist, 48 : 113.

Растения в низких, густых, оливково- до темно-зеленых вверху и темно-бурых внизу (внутри) дерновинках. Стебель 1—2(2.5) см выс., с центральным пучком и утолщенными коровыми клетками, расположенными в 2 слоя, неравномерно ветвящийся, густо или рыхло облиственный, верхние листья темно-оливковые или ярко-зеленые, несколько крупнее ниже расположенных темно-бурых листьев; в нижней части стебель довольно густо покрыт темно-красными, гладкими, ветвящимися ризоидами (рис. 1).

Листья сухие прижатые, извилистые и слегка закрученные, влажные, прямо отстоящие, 2.0—4.0 мм дл., продолговатые или узко языковидные до шпателевидных, несколько расширенные выше середины листа, с коротко заостренной верхушкой, прямые и несколько суженные в основании. Края листьев цельные до

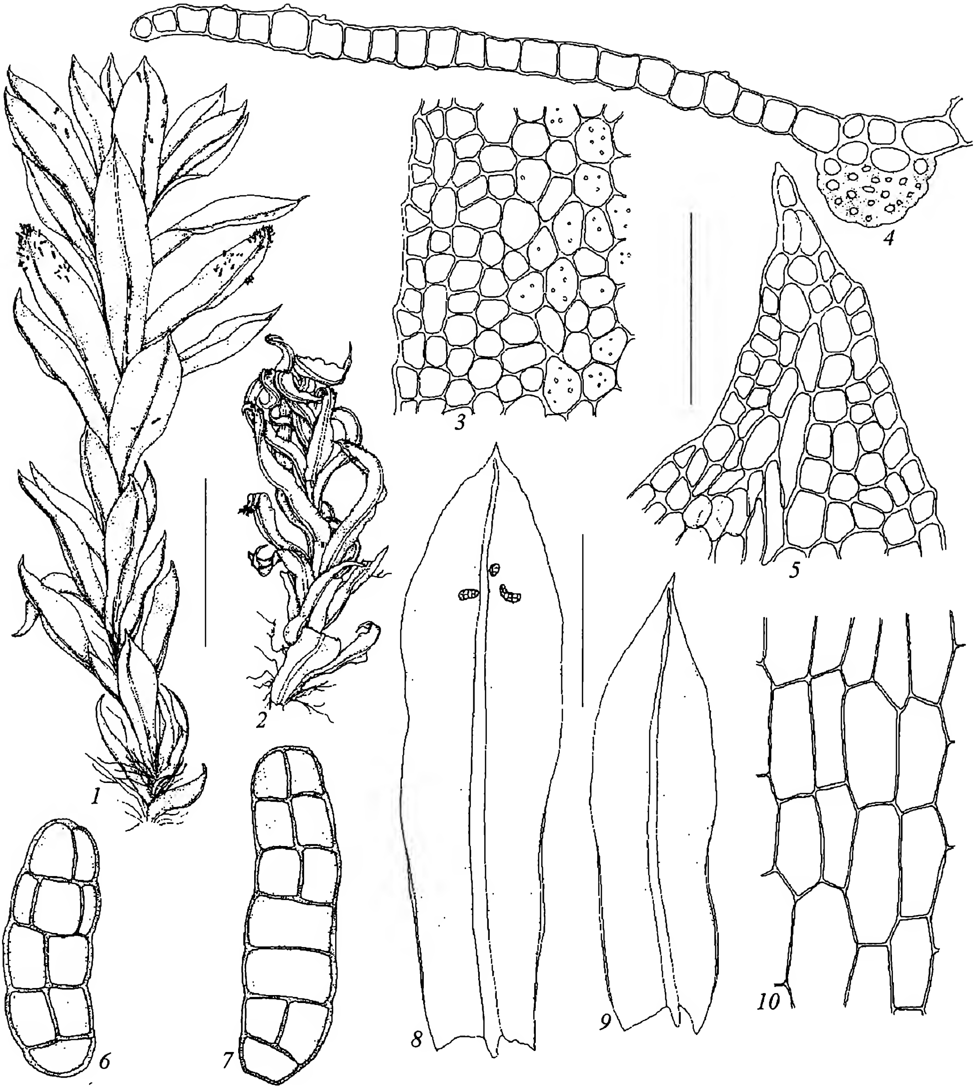


Рис. 1. *Syntrichia amphidiacea* (Müll. Hal.) R. H. Zander (Забайкальский край, НП «Алханай», Афонина #08307 (LE)).

1 — внешний вид, во влажном состоянии; *2* — внешний вид, в сухом состоянии; *3* — клетки средней части листа; *4* — поперечный срез листа; *5* — клетки верхушки листа; *6*, *7* — выводковые тела; *8*, *9* — листья; *10* — клетки основания листа близ жилки. Масштабные линейки: *1*, *2* — 2 мм; *8*, *9* — 1 мм; *3*—*7*, *10* — 100 µm.

очень слабо пильчатых, слабо отогнутые в нижней части ($^1/_2$—$^3/_4$) листа и ровные вверху. Жилка красно-бурая, довольно сильная, в основании листа до 0.8 мкм шир., кверху постепенно сужается, заканчивается в верхушке листа или ниже ее, иногда выступает коротким остроконечием; на вентральной поверхности жилки клетки прямоугольные, толстостенные, 60—75 × 12—15 мкм (3 : 1), на дорсальной стороне узко линейные, 100—150 × 5—8 мкм (20—30 : 1). Жилка сильно выдается на дорсальной стороне листа, на поперечном срезе без эпидермальных дорсальных клеток, с одним стереидным пучком, с одним рядом указателей и двумя вентральными эпидермальными клетками. Пластинка листа однослойная, верхние клетки неправильно округло-квадратные, коротко прямоугольные или шестиугольные, (12) 20—35 × 20 или 30 × 18 мкм (1—2 : 1), умеренно толстостенные, с заметными угловыми утолщениями, папиллозные, с 3—6 низкими папиллами в клетке; у жилки клетки более длинные, краевые клетки пластинки листа более мелкие, 10—12 мкм, неправильно квадратные или коротко прямоугольные, папиллозные, не образуют каймы; клетки основания листа прямоугольные, тонкостенные, гладкие, у жилки 60 × 20 — 23 мкм (3 : 1), краевые клетки более узкие и с несколько утолщенными стенками, 50 × 10 мкм.

Выводковые тела в зрелом состоянии зеленовато-коричневые, многоклеточные, с вертикальными и горизонтальными клеточными стенками, цилиндрические, закругленные на концах, средние размеры 120 × 50 мкм, образуются в верхней части пластинки листа, чаще на вентральной поверхности, но также и на дорсальной, иногда очень обильно покрывают поверхность листа.

Двудомные, спорофиты на территории России неизвестны. [Ножка гладкая, 6—8 (—10) мм дл., красная. Коробочка 2—3(—3.5) мм дл., цилиндрическая, прямая или согнутая, с заметной шейкой, гладкая, красная; крышечка с клювиком, 1—1.5 мм дл.; зубцы перистома 0.5—1.0 мм дл., красные, сухие неравномерно завитые, влажные, отстоящие или отогнутые, базальная мембрана короткая (1/6—1/5). Споры 18—22 мкм, сильно папиллозные. Колпачок клобучковидный, коричневый, гладкий, 2.5 мм дл.] Растения со спорофитами известны только из южных районов Мексики, описание спорофитов приводится согласно Sharp, Crum, Eckel (1994); Allen (2002).

Экология: В Забайкалье *Syntrichia amphidiacea* была собрана на вертикальной скале с сочащейся водой, она образовывала довольно обширное, почти чистое покрытие. В Приморском крае вид был собран на затененных, но более или менее сухих известняковых камнях и скалах в широколиственном лесу, в небольшом количестве как примесь к другим мхам. В Мексике этот вид растет на коре деревьев, на скалах (как кислого, так и основного состава) и иногда на почве (Sharp, Crum, Eckel, 1994), в Центральной Америке он указан только в качестве эпифита на деревьях и кустарниках, в Папуа-Новой Гвинее он был собран на стволе дерева в саду в поселке; в аналогичных местообитаниях вид был собран и в Южно-Африканской Республике — на деревьях вдоль дорог (Matcham, 2001). В США обычно встречается как эпифит на широколиственных деревьях, реже на валежных стволах и на камнях, в том числе известняковых (Crum, Andrson, 1981).

Распространение: Юго-восток США (штаты Теннесси, Виргиния, Сев. Каролина) (Crum, Anderson, 1981; Mishler, 2007); Мексика (Sharp, Crum, Eckel, 1994); Центральная Америка (Гватемала, Гондурас, Никарагуа, Коста-Рика) (Allen, 2002); северо-запад Южной Америки (Колумбия, Эквадор, Перу) (Sharp, Crum, Eckel, 1994; Churchill, Linares, 1995); Папуа-Новая Гвинея (Norris, Koponen, 1989); Африка (Танзания, Уганда, Зимбабве, Южно-Африканская Республика, Кабо-Верде) (O'Shea, 2006); Северная Азия (Забайкальский край и Приморье).

Изученные образцы: *Syntrichia amphidiacea* (Müll. Hal.) R. H. Zander: Россия. Южная Сибирь, Забайкальский край, национальный парк «Алханай», р. Убжогое (50°50′ с. ш., 113°22′ в. д., 1048 м над ур. м.), 24 VII 2007, О. М. Афонина, № 08307 (LE, MHA, MW). Приморский край, Партизанский р-н, хр. Лозовый (Чандолаз) (43°00′ с. ш., 133°00′ в. д., 400 м над ур. м), 26 VIII 2007, М. С. Игнатов, № 07-13, 07-86 (MHA). USA. North Carolina, Jackson County: Ceder Mt., 3.5 mils east of Tuckasegee, 25 X 1959, W. B. Schofield, № 11119 (LE); N. Carolina,

R. H. Zander, № 525 (MO). Papua New Guinea. Morobe Prov., in gardens of Siwea village, 1750 m alt., on trunk, T. Koponen, N 30818 (NYBG). *Syntrichia gemmascens* (P. C. Chen) R. H. Zander: China. Sichuan Prov., S. He, N 32020a (MO); Yunnan Prov., wet slope of Gaoligong Shan at Dahaoping, 2064 m alt., roadsides near habitation with remnants of evergreen oak forest, on trunk of Lithocarpus, D. G. Long, N 32377 (MO). Japan. Honshu, K. Saito, № 15942 (MO).

Syntrichia amphidiacea характеризуется развитием удлиненных многоклеточных выводковых тел на дорсальной и вентральной поверхностях листа; слабо (плюри)папиллозными клетками пластинки листа с утолщенными колленхиматическими стенками. У растений, собранных на территории России, отмечается некоторое отличие от американских в размерах вентральных и дорсальных клеток жилки листа (вентральные 60—75 × 12—15 мкм против 30—40 × 10—12 у американских, дорсальные —100—150 × 5—8 мкм против 60—70 × 5). От близкого вида *Syntrichia gemmascens* (P. C. Chen) R. H. Zander, у которого развиваются подобные выводковые тела на листьях, *S. amphidiacea* отличается следующими признаками: 1) край листа почти цельный или очень слабо пильчатый против отчетливо пильчатого у *S. gemmascens*; 2) кайма по краю листа не выражена, у *S. gemmascens* она образована несколькими рядами более толстостенных, не папиллозных клеток. R. H. Zander (личное сообщение) считает также отличительным признаком форму верхушки листа: у *S. amphidiacea* она всегда заостренная, а у *S. gemmascens* обычно несколько притупленная в очертаниях. Эти различия выдерживались на изученных нами образцах (рис. 2), однако в иллюстрациях в китайской (Li Xing-jiang et al., 2001) и японской (Noguchi, 1988) флорах у *S. gemmascens* изображены листья с острой верхушкой, и этот признак требует дополнительного изучения. Кроме того, у японского образца (Saito № 15942) край листа был очень слабо пильчатый, с не очень выраженной каймой, сходный с таковым у забайкальских и приморских образцов *S. amphidiacea*, однако клетки по краю были гладкими, тогда как у образцов из России они слабо папиллозные, не отличающиеся от других клеток пластинки. *S. gemmascens* распространена в Восточной Азии, Непале и Индии (Li Xing-jiang et al., 2001).

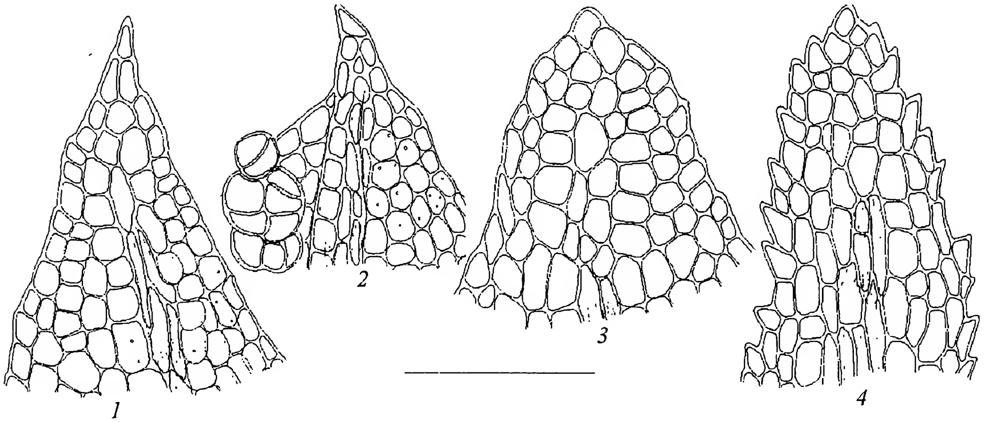


Рис. 2. Клетки верхушки листа *Syntrichia amphidiacea* (Müll. Hal.) R. H. Zander. (*1—2*) и *S. gemmascens* (P. C. Chen) R. H. Zander (*3—4*).

1 — Забайкальский край, НП «Алханай», Афонина #08307 (LE); *2* — США, Северная Каролина, Зандер #525 (MO); (*3* — Япония, Саито #15942 (MO); *4* — Китай, Си Хэ #32020а (MO). Масштабная линейка — 100 μm.

Благодарности

Выражаем благодарность R. Zander за ценные комментарии и подтверждение определения азиатского материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ДВО РАН «Комплексные исследования бассейна реки Амур», Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00013) и «Научные школы» НШ-4243.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Allen B. with contributions from *Hall D., Muñoz J., Pursell R. A., Buck W. R.* Moss flora of Central America. Part 2. *Encalyptaceae — Othotrichaceae.* // Monogr. Syst. Bot. Missouri Botanical Garden. 1994. Vol. 90. 699 p.

Churchill S. P., Linares C. E. L. Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introduccion a la flora de musgos de Colombia. Pt. 2. *Grimmiaceae* a *Trachypodiaceae* // Biblioteca «Jose Jeronimo Triana». 1995. N 12. 924 p.

Crum H. A., Anderson L. E. Mosses of Eastern North America. 1981. Vol. 1. 663 p.

Li Xing-jiang He S., Iwatsuki Z. Pottiaceae // Li Xing-jiang, M. Crosby, He S. (eds). Moss Flora of China, English Version. Vol. 2. 2001. *Fissidentaceae—Ptychomitriaceae.* Science Press et Missouri Botanical Garden: Beijing, New York et St. Louis. P. 114—249.

Matcham H. W. Syntrichia amphyidiacea (Müll. Hal.) R. H. Zander / In: New national and regional bryophyte records, 4 // J. Bryology. 2001. Vol. 23. P. 151.

Mishler B. D. Syntrichia // Flora of North America. 2007. Vol. 27. P. 618—627.

Noguchi A. Illustrated moss flora of Japan. Pt 2. 1988. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan. P. 243—491.

Norris D. H., Koponen T. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. XXVIII. *Pottiaceae* (Musci) // Acta Bot. Fennica. 1989. N 137. P. 81—138.

O'Shea B. J. Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06) // Tropical Bryology Research Reports. № 6. 2006. http/www.TropicalBryologyResearch.co.uk. 252 p.

Sharp A. J., Crum H., Eckel P. M. Moss flora of Mexico. Pt I. *Sphagnales* to *Bryales* // Mem. New York Bot. Garden. 1994. Vol. 69. 580 p. + I-XVII.

SUMMARY

Syntrichia amphidiacea (Müll. Hal.) R. H. Zander, a rather common species in the southern Mexico and southeastern Central America, also occurring in the northern part of South America, southeastern U. S. A., Africa and Papua New Guinea, is found in the Northern Asia (Zabaikalski and Primorie Territoris) for the first time. The description and illustrations of Asiatic specimens of *S. amphidiacea* are given. A comparison of *S. amphidiacea* with *S. gemmascens* is provided.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.622 (470)

© **А. А. Красников, В. М. Доронькин**

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*) АЗИАТСКОЙ РОССИИ

A. A. KRASNIKOV, V. M. DORONKIN.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *IRIS* SPECIES (*IRIDACEAE*) OF ASIAN RUSSIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tarax@mail.ru
Поступила 19.05.2008

Приведены числа хромосом (2n) для 12 видов сем. *Iridaceae* с территории Азиатской России. Для 7 видов приводятся фотографии метафазных пластинок.

Ключевые слова: *Iris*, *Iridaceae*, числа хромосом, Азиатская Россия, Тыва, Алтай, Хакасия, Дальний Восток.

Iris biglumis Vahl, **2n = 40.** Республика Хакасия, Аскизский р-н, окр. пос. Аскиз. Деградированное степное пастбище. 18.07.2004, В. Курбатский; там же, Ширинский р-н, заповедник «Хакасский», окр. оз. Иткуль. Каменистая степь. 18.08.2005, А. Красников.

I. bloudowii Ledeb., **2n = 16.** Республика Тыва, Барун-Хемчикский р-н, хр. Кызыл-Тайга, правый берег р. Ак-Суг. 15.07.2006, Е. Зибзеев. **2n = 32.** Республика Алтай, Онгудайский р-н, окр. горы Белый Бом. Осоково-ирисовый разнотравный луг. 01.07.2007, В. Доронькин.

I. ensata Thunb., **2n = 24.** Приморский край, Уссурийский р-н, в 15 км по дороге к г. Уссурийску от сел. Корфовка. Дубовый лес с леспедецево-мечевидноирисово-разнотравным покровом. 18.09.2004, В. Доронькин (см. таблицу-вклейку, *1*); там же, Ханкайский р-н, окр. пос. Комиссарово. Влажный заливной осоково-мечевидноирисово-разнотравный луг. 19.04.2004, (см. таблицу-вклейку, *2*), он же; там же, пойменная закустаренная терраса реки с мечевидноирисово-разнотравным покровом. 19.04.2004, он же.

I. glaucescens Bunge, **2n = 24.** Алтайский край, Третьяковский р-н, окр. с. Екатерининское. Закустаренный каменистый склон с отдельными открытыми куртинами *I. glaucescens*. 12.07.2007, В. Доронькин.

I. humilis Georgi, **2n = 28** (см. таблицу-вклейку, *3*). Республика Тыва, Тандинский р-н, берег оз. Хадын. Бугристые пески. 31.05.2005, В. Доронькин, Д. Шауло.

I. ivanovae Doronkin, **2n = 20** (см. таблицу-вклейку, *4*). Читинская обл., Ононский р-н, Государственный биосферный заповедник «Даурский. Гора Чихолан на берегу оз. Зун-Торей. Кустарниковая ивановоирисово-злаковая каменистая степь. 20.06.2004, В. Доронькин, А. Кожевников.

I. laevigata Fisch. et Mey., **2n = 32.** Приморский край, Ханкайский р-н, окр. пос. Комиссарово. Осоково-сглаженноирисово-разнотравный заливной луг. 20.09.2004, В. Доронькин

I. oxypetala Bunge, **2n = 40** (см. таблицу-вклейку, *5*). Приморский край, Уссурийский р-н, окраина пос. Пуцыловка. Остролепесковоирисово-марево-злаковый деградированный луг. 17.09.2004, В. Доронькин; там же, окраина пос. Алексее-Никольское. Злаково-полынно-остролепестковоирисово-разнотравный деградированный луг. 17.09.2004, он же; там же, окр. пос. Корфовка. Злаково-остролепестковоирисово-разнотравный деградированный луг. 17.09.2004, он же.

I. potaninii Bunge, **2n = 22.** Читинская обл., Ононский р-н, Государственный биосферный заповедник «Даурский», берег оз. Зун-Торей. У подножия горы Чихолан. Берег озера. Пардантопсисово-потаниноирисово-злаковая каменистая степь. 20.06.2004, В. Доронькин. Республика Тыва, Тандинский р-н, берег оз. Сватиково. Закустаренная песчаная степь. 31.05.2005, В. Доронькин, Д. Шауло (см. таблицу-вклейку, *6*). **2n = 24.** Республика Алтай, Онгудайский р-н, окр. пос. Улета. Закустаренный каменистый склон. 29.06.2007, В. Доронькин.

I. psammocola Z. Y. Thang, **2n = 22.** Республика Тыва, Эрзинский р-н, Государственный биосферный заповедник «Убсунурская котловина», кластер Цугэр-Элисс. Барханные пески. 01.06.2005, В. Доронькин, Д. Шауло.

I. ruthenica Ker-Gawl., **2n = 84** (см. таблицу-вклейку, *7*). Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный. Сосново-березовый лес с разнотравно-осоковым покровом. 23.06.2004, В. Доронькин.

I. tigridia Bunge, **2n = 32** (см. таблицу-вклейку, *8*). Республика Тыва, Эрзинский р-н, Государственный биосферный заповедник «Убсунурская котловина», кластер Убсу-Нур. Южный склон у скал. Кустарниково-осоково-тигридоирисово-разнотравная каменистая степь. 31.05.2005, В. Доронькин, Д. Шауло. Республика Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Камлак. Задернованный каменистый склон с зарослями спиреи и русскоирисовым покровом и отдельными растениями *I. tigridia*. 27.06.2007, В. Доронькин.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS, NSK).

Благодарности

Авторы благодарят С. В. Лукьянчикова и Арт. А. Красникова за сканирование и обработку фотографий, выполненных на фотопленке «Микрат-Орто» ОАО «Тасма-Холдинг» на микрофотонасадке МС-80DX (Carl Zeiss) в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН, и Е. Г. Зибзеева за предоставленный живой материал *I. bloudowii*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-04-01021а и 07-04-00877а).

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 12 *Iris* species (*Iridaceae*) of Asian Russia are given. The photographs of metaphasic blades are given for 7 species.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© **Е. В. Мордак**

МАРИНА ВАСИЛЬЕВНА БАРАНОВА (к 75-летию со дня рождения)

E. V. MORDAK. MARINA VASILIEVNA BARANOVA
(ON THE 75-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.08.2008

Исполнилось 75 лет Марине Васильевне Барановой — кандидату биологических наук, ведущему научному сотруднику Отдела Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, биоморфологу, специалисту по луковичным растениям, широко известному как в нашей стране, так и за рубежом (рис. 1).

Марина Васильевна Баранова, в девичестве Акимова, родилась 13 сентября 1932 г. в Ленинграде в семье учителей. По окончании ею 1-го класса школы в 1941 г. началась война. М. В. с матерью вместе с детским домом были эвакуированы из Ленинграда в Ярославскую обл., а затем в Курганскую обл. По возвращении в Ленинград в 1945 г. М. В. продолжила обучение в школе № 209.

После окончания школы с серебряной медалью в 1950 г. М. В. поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета. Она выбрала кафедру Высших растений, где в то время читали лекции блестящие профессора: А. Л. Тахтаджян, П. М. Жуковский, Б. К. Шишкин, В. К. Василевская. База летней ботанической практики после 3-го курса (1953 г.) была в Адлере, на Черноморском побережье, в совхозе «Южные культуры», который располагался на территории парка в бывшем имении принца Ольденбургского. Наряду с изучением интродуцентов, знатоком которых была замечательный преподаватель кафедры О. А. Муравьева, студенты знакомились также с богатейшей флорой Кавказа, совершая экскурсии по Сочинскому району и Абхазии, изучая различные типы растительности. Тема дипломной работы М. В. «Род *Illicium*» была предложена ее руководителем А. Л. Тахтаджяном. С целью изучения этого рода она была командирована в Батумский ботанический сад, где культивировались виды *Illicium*.

Успешная защита дипломной работы состоялась в 1955 г.

Уже в период сдачи государственных экзаменов М. В. начала работать экскурсоводом в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН). Здесь ей очень пригодились знания и опыт, полученные в Адлере и Батуми. Желание и в дальнейшем работать с живыми растениями привело М. В. в отдел Ботанический сад, который в то время назывался Отделом живых растений. Там в это время был мощный коллектив выдающихся специалистов по разным группам растений: З. Т. Артюшенко (луковичные), З. М. Силина (тюльпаны), Г. И. Родионенко (ирисовые), С. Я. Соколов (дендрология), С. Г. Сааков (розы и пальмы), О. М. Поле-

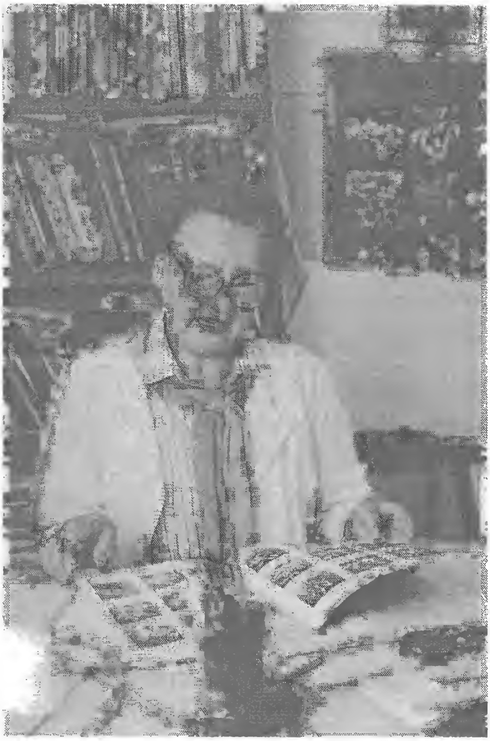


Рис. 1. М. В. Баранова в своем рабочем кабинете. 1997 г.
Фото Е. И. Шиповской.

тико (пионы), А. Г. Головач (лианы), В. И. Вислоух (растения оранжерей) и др. В 1957 г. М. В. была принята в аспирантуру БИН (рис. 2).

Темой диссертации М. В. стал род *Hyacinthus*. Выбор темы для исследования в те годы определялся не только научной актуальностью, но и в не меньшей степени запросами практики. В 1950—1960-е годы Ботанический сад БИН АН СССР совместно с Управлением садово-паркового хозяйства Ленгорисполкома решал задачи по расширению ассортимента растений для озеленения города. Весь научный коллектив отдела был включен в эту работу путем подготовки и публикаций монографий, справочников, статей, проведению лекций и консультаций для специалистов-озеленителей. Научным руководителем М. В. стала З. Т. Артюшенко, тесное сотрудничество с которой и дружеские отношения продолжались на протяжении 40 лет. Диссертация была успешно защищена в 1962 г., а в 1965 г. вышла из печати монография «Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура)». Работа имела как научное, так и большое практическое значение. В процессе работы над диссертацией М. В. создала коллекцию живых растений, которая позволила всесторонне изучить биоморфологию, динамику роста и развития гиацинтов в условиях северо-западного региона России. В результате исследования была впервые разработана методика выращивания гиацинтов в условиях климата этого региона. Эта методика была принята и используется производственными хозяйствами.

После завершения работы с родом *Hyacinthus* исследование было продолжено с южно-африканскими представителями сем. *Hyacinthaceae*. Подавляющее число видов были выращены в оранжереях БИН из семян, полученных по «Delectus semi-

Рис. 2. С профессором С. Я. Соколовым. 1969 г.

Фото Ю. А. Лукса.

num» из разных стран мира. Это представители родов *Albuca*, *Eucomis*, *Lachenalia*, *Ledebouria*, *Bowiea*, *Massonia*, *Veltheimia* и др. Сравнительный анализ процесса онтогенеза и развития побеговой структуры растений продемонстрировал разнообразие путей их формирования у представителей разных родов и постоянство в пределах вида.

В парке БИН М. В. разработала и создала научно-популярную экспозицию живых растений, представляющих различные таксоны, преимущественно из представителей класса Однодольных.

Рис. 3. С голландским селекционером Peter C. Schenk. БИН. 1999 г.

Фото О. В. Алексеевой.

Рис. 4. С японскими коллегами из Ботанического сада г. Нагоя. БИН. 2005 г.

Работа с луковичными растениями семейств *Liliaceae, Hyacinthaceae*, *Melanthiaceae* и др. вызвала стремление пополнить видовой состав коллекции новыми представителями из разных регионов мира. Благодаря личным контактам М. В. Ботанический сад БИН получил и получает интересующие его растения, а также книги, справочники, каталоги (рис. 3, 4).

В конце 1960-х годов научный коллектив отдела предложил М. В. новую тему — монографическое изучение рода *Lilium*. Больших усилий потребовал сбор научного материала. С этой целью был совершен ряд экспедиций в различные районы СССР, изучены гербарные коллекции в республиканских ботанических институтах, выписан из-за границы необходимый гербарий и живой материал (рис. 5). Была создана коллекция живых растений (третья!) — лилиарий. Позднее была опубликована история ее создания и список видов коллекции (Баранова, Алексеева, 2002).

На базе этой коллекции впервые было проведено сравнительное изучение онтогенеза, особенно на ранних стадиях развития, динамики органообразования у зрелых растений, феноритмотипов, проведен анатомический и пыльцевой анализ. Полученные данные позволили критически пересмотреть существующие системы рода *Lilium* и внести соответствующие коррективы. По итогам изучения рода *Lilium* был опубликован ряд статей. В 1985 г. М. В. была избрана членом североамериканского Общества лилий (The North-American Lily Society). В 1990 г. вышла монография М. В. «Лилии», где впервые в отечественной литературе были приведены полные сведения о видовом составе лилий и их географическом распространении, о биологических особенностях и особенностях выращивания, о сортовом разнообразии и перспективах селекции.

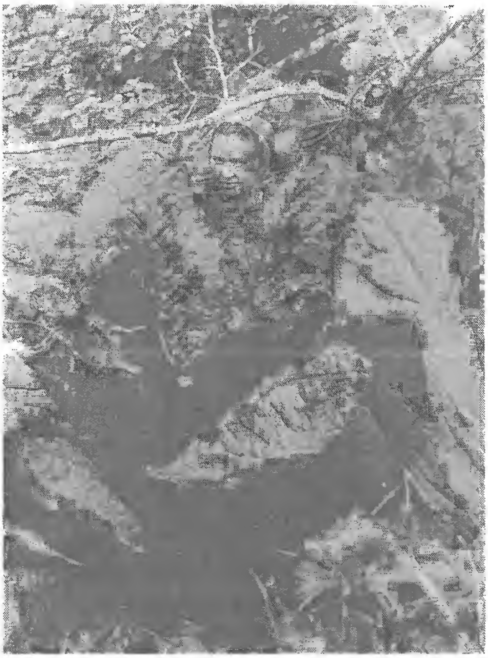


Рис. 5. На о-ве Кунашир среди листьев *Lisichiton camtschatcense* (L.) Schott. 1970 г.
Фото Т. В. Шулькиной.

В 2000 г. М. В. была приглашена на VII Международный симпозиум по лилиям в США (г. Портленд), где выступила с докладами: «Лилии флоры бывшего СССР», и «Особенности роста и развития лилий на северо-западе России» на английском языке. По просьбе организаторов симпозиума она сделала дополнительное сообщение на тему «Конспект системы рода *Lilium*». В этот же год М. В. побывала в Канаде (рис. 6).

Ранее, в 1993 г., по приглашению «The Bulb Research Centre» (г. Лиссе, Голландия) М. В. выступила с докладом «Луковичные растения флоры СССР и работа с ними».

Исследование биоморфологии луковичных, интересовало М. В. еще со времен ее пребывания в аспирантуре. Большое влияние оказали на М. В. работы И. Г. Серебрякова и его московской школы, а также непосредственное общение с Т. И. Серебряковой и ее коллегами.

Объектами следующего биоморфологического исследования были выбраны кроме рода *Lilium* роды *Fritillaria*, *Erythronium*, *Notholirion*, *Nomocharis*, *Cardiocrinum*, *Tulipa*, *Gagea*, *Lloydia*. Впервые было проведено детальное изучение строения растений, динамики органообразования и особенностей их формирования в онтогенезе у представителей каждого рода. Сравнительный анализ ведущих признаков структуры позволил выделить спектр луковичных биоморф в сем. *Liliaceae*, представляющих 10 биоморфологических типов. Удалось проследить основные эволюционные тенденции структурной адаптации представителей сем. *Liliaceae*, установив связь биоморфологических типов с эколого-географическими условиями. По результатам исследования в 1999 г. была подготовлена и опубликована монография «Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание)». Эту работу М. В. посвятила светлой памяти Николая Константиновича Баранова — мужа и друга.

Рис. 6. Канада. Скалистые горы (Banff National Park). 2400 м над ур. м. Канада. 2000 г. Фото Dr. M. Hoffmann.

Попутно с созданием 3 монографий, которые стали теперь настольными книгами как для начинающих исследователей луковичных растений, так и для практиков-садоводов, М. В. активно участвовала в коллективных научных и научно-популярных изданиях. Так, в 2-томном справочнике «Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР» (1977 г.) она, выполняя обязанности ответственного секретаря редакции, являлась составителем материалов по 18 родам класса Однодольных. Для издания «Флора европейской части СССР» (1979. Т. 4) ею были обработаны 3 рода: *Lilium*, *Hyacihthus*, *Hyacinthella*. Для научно-популярного издания «Жизнь растений» (1982. Т. 6) написаны семейства *Alstroemeriaceae* и *Philesiaceae*. Для «Красной книги СССР» (1984. Т. 2) сделаны 6 статей по видам *Lilium* и *Fritillaria*. В 3-томном издании «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» для 3-го тома (2000) приведена морфологическая характеристика терминов «луковица» и «луковичка». Для 3-го издания БСЭ написаны 4 статьи. В популярных журналах («Цветоводство», «В мире растений», «Новинки сада и огорода») в разные годы ею опубликовано около 30 статей и отдельно две брошюры («Лилии» и «Тюльпаны»).

Помимо научной работы М. В. уделяет много времени общественной, в том числе просветительской работе. Так, в течение 20 лет (1964—1984 гг.) она выполняла обязанности ученого секретаря Отдела Ботанический сад. Как член Общества «Знание» она прочла более 100 лекций и была награждена несколькими грамотами Общества за отличную лекционную работу. В период 1965—1988 гг. М. В. была консультантом по луковичным растениям фирмы «Цветы» в г. Ленинграде.

За годы работы в БИН М. В. принимала активное участие в работе XII Международного ботанического конгресса (1975 г., Ленинград), ботанических съездах ВБО, конференциях, симпозиумах, совещаниях. На Международной конференции молодых ботаников (2006 г.) по приглашению Оргкомитета ею был зачитан секционный доклад: «Биоморфологические типы луковичных растений в семейства *Liliaceae* s. str. и пути их преобразований».

За многолетнюю плодотворную работу в Российской академии наук и в связи с 275-летием академии в 2002 г. М. В. была награждена почетной грамотой президиума РАН.

В настоящее время М. В. занимается проведением сравнительного анализа многолетних фенологических данных и их связи с динамикой органообразования у интродуцированных луковичных растений (свыше 200 видов семейств *Hyacinthaceae*, *Liliaceae*, *Melanthiaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Alliaceae*). Ее коллекция луковичных продолжает пополняться новыми видами и формами.

Коллекция в настоящее время насчитывает свыше 400 видов Однодольных и более 100 видов и сортов Двудольных. Она занимает достойное место среди коллекций травянистых растений Ботанического сада БИН.

М. В. неутомимый труженик. Обладая даром рисовальщика, сама делала рисунки многочисленных морфологических объектов в своих печатных работах. Она доброжелательный, отзывчивый, очень ответственный за свои дела и поступки человек, надежный товарищ, готовый оказать помощь друзьям, попавшим в критические ситуации. М. В. обаятельная женщина и интересный собеседник, так как продолжает свои увлечения театром, музыкой, искусством, историей.

Пожелаем М. В. и впредь сохранять свой высокий жизненный потенциал и с честью продолжать своей работой славные традиции сотрудников Ботанического сада БИН РАН.

Список опубликованных работ М. В. Барановой

1960. Биологические основы выгонки гиацинтов // Зеленое строительство: сборник работ по обмену научно-производственным передовым опытом. Л. С. 12—20.

1961. Особенности культуры гиацинтов в Ленинграде // Там же. С. 34—41.

Морфогенез луковицы гиацинта // Морфогенез растений. М. Т. 2. С. 188—191.

Гиацинтик лазоревый и его биологические особенности // Бюл. Главн. Бот. сада. Вып. 41. С. 40—45.

1962. Значение особенностей онтогенеза для систематики на примере рода *Brimeura* Salisb. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Л. Сер. 6. Вып. 8. С. 98—102.

Культура гиацинтов в Ленинграде // Там же. С. 87—97.

Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 21 с.

1964. Лилии в Ленинграде // Цветоводство. № 7. С. 12—14.

1965. Гиацинт. М.; Л. 127 с.

1966. О географическом распространении видов *Lilium* флоры СССР // Бот. журн. Т. 51. № 12. С. 1694—1705.

1967. Особенности ритма развития луковичных растений на примере рода *Lilium* // Доклады конференции молодых специалистов Ботанических садов СССР. Ставрополь. С. 18—25.

Николай Александрович Аврорин // Бот. журн. Т. 52. № 11. С. 1679—1681. (Совместно с Т. Г. Тамберг).

1968. Изучение экологических форм в природе и интродукция растений на примере рода *Lilium* L.: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Новосибирск. С. 303—304.

1969. The geographical distribution of Lilium species in the Flora of the USSR // The Lily Year Book. London. N 32. P. 39—55.

1970. Размножение лилий на Черноморском побережье Кавказа // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Л. Сер. 6. Вып. 10. С. 162—167.

Классификация садовых лилий и сорта. I. Гибриды Азиатские // Там же. С. 168—183.

1971. Гиацинт (*Hyacinthus*) // Большая Советская Энциклопедия. Изд. 3. М. Т. 6. С. 448.

Гиацинтик (*Hyacinthella*) // Там же.

О карликовой лилии — *Lilium pumilum* // Бот. журн. Т. 56. № 6. С. 787—797.

Памяти Сергея Яковлевича Соколова // Там же. № 11. С. 1711—1713. (Совместно с Н. А. Аврориным, Ф. С. Пилипенко, О. А. Связевой и др.).

Морфогенез луковиц лилий // Там же. С. 1593—1604.

К систематике рода *Lilium* L. // Новости систематики высших растений. Л. Т. 8. С. 89—95.

1972. Biological peculiarities of lilies // The Lily Yearbook of the North American Lily Society. New York. N 25. P. 7—21.

On the Pumilium Lily // Там же. P. 62—75.

1973. Кардиокринум (*Cardiocrinum*) // Большая Советская Энциклопедия. Изд. 3. М. Т. 11. С. 414.

Лилия (*Lilium*) // Там же. Т. 14. С. 442.

О формировании цветков в стеблевых луковичках *Lilium* // Бот. журн. Т. 58. № 6. С. 890—893.

On lilies of the Caucasus // The Lily Yearbook of the North American Lily Society. New York. N 26. P. 49—60.

1974. Типы прорастания семян и развитие сеянцев у видов *Lilium* L. // Бот. журн. Т. 59. № 7. С. 1045—1055.

Лилии флоры Советского Союза // Новости в мире лилий. Брно. Август. С. 10—19. (На чешском языке).

Лилии флоры Советского Союза // Там же. Ноябрь. С. 19—22 (продолжение). (На чешском языке).

1975. The types of the bulbs of Liliaceae // Тез. докл., представленных XII Междунар. бот. конгрессу, Ленинград, 3—10 июля. С. 208.

1976. Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке // Бот. журн. Т. 61. № 12. С. 1696—1708.

1977. Special seed germination modes and the development of seedlings in Lilies // The Lily Yearbook of the North American Lily Society. New York. N 30. P. 26—35.

Роды: *Anthericum* L. — Антерикум, *Asphodeline* Reichb. — Асфоделина, *Asphodelus* L. — Асфоделюс, *Brimeura* Salisb. — Бримера, *Bulbinella* Kunth. — Бульбинелла, *Cardiocrinum* Endl. — Кардиокринум, *Chamaelirium* Willd. — Хамелириум, *Galtonia* Decne. — Гальтония, *Hyacinthella* Schur — Гиацинтик, *Hyacinthus* L. — Гиацинт, *Lilium* L. — Лилия, *Notholirion* Wall. ex Boiss. — Нотолирион, *Paradisea* Mazzuc. — Парадизея, *Tricyrtis* Wall. — Трициртис, *Veltheimia* Gleditsch. — Вельтгеймия, *Veratrum* L. — Чемерица, *Zigadenus* Michaux — Зигаденус // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР // Л. Т. 2. С. 12—16, 18, 20, 34—36, 96—97, 110—118, 122—163, 174—175, 184, 213—214, 318—323.

1978. Особенности структуры подземных органов и экологические условия // Доклады VI Делегатского съезда ВБО. Кишинев. 1978. С. 118—120.

1979. Особенности биологии гиацинта // Цветоводство. № 4. С. 20—22.

Род Лилия — *Lilium* L., Гиацинт — *Hyacinthus* L., Гиацинтик — *Hyacinthella* Schur // Флора европейской части СССР. Л. Т. 4. С. 238—240, 250, 252—253.

1980. Особенности биологии лилий // Цветоводство. № 3. С. 14—15.

Особенности биологии лилий (окончание) // Там же. № 4. С. 19—21, 44.

1981. Значение признаков подземных органов в таксономии семейства *Liliaceae* // Морфологическая эволюция высших растений: Мат. VI Москов. совещ. по филогении растений, посвященного 100-летию со дня рождения профессора Московского университета К. И. Мейера. Декабрь. М. С. 11—12.

О связи структуры луковиц с экологическими условиями // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С. 76—89.

О таксономическом ранге *Korolkowia* (*Liliaceae*) — морфология, онтогенез, кариотип // Бот. журн. Т. 66. № 2. С. 197—207. (Совместно с О. И. Захарьевой).

Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Там же. № 10. С. 1369—1387.

1982. Семейства Альстрёмериевые (*Alstroemeriaceae*), Филезиевые (*Philesiaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 6. С. 91—94, 212—215.

1983. Особенности онтогенеза представителей семейства *Liliaceae* // Доклады VII съезда ВБО. Донецк. С. 25—28.

1984. Рябчик крупноцветковый — *Fritillaria grandiflora* Grossh., Лилия мозолистая — *Lilium callosum* Siebold et Zucc., Л. поникающая — *L. cernuum* Kom., Л. Кессельринга — *L. Kesserlingianum* Miscz., Л. Ледебура — *L. Ledebourii* (Baker) Boiss., Л. ложнотигровая или Максимовича — *L. pseudotigrinum* Carr. (*L. maximowiczii* Regel) // Красная книга СССР. М. Т. 2. С. 238—242, 244—248.

1985. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен представителей рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 297—304.

1986. Основные направления эволюционных преобразований луковичных растений семейства *Liliaceae* // Современные проблемы филогении растений. М. С. 72—74.

Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Там же. Т. 71. № 10. С. 1308—1320.

Особенности морфологической структуры луковичных растений // Укр. бот. журн. Т. 43. № 3. С. 34—40. (На украинском яз.).

1987. The structure and development of Lilies // The Lily Yearbook of the North American Lily Society. New York. N 40. P. 87—96.

1988. Сравнительный анализ типов жизненных форм луковичных растений сем. *Liliaceae* Juss. // Докл. VIII Делегатского съезда ВБО. Алма-Ата. С. 20—23.

Конспект системы рода *Lilium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. Т. 73. № 9. С. 1319—1329.

1989. О виде *Scilla atropatana* Grossh. (*Hyacinthaceae*) и его родовой принадлежности // Новости систематики высших растений. Л. Т. 26. С. 39—46. (Совместно с Е. В. Мордак и О. И. Захарьевой).

Видовой состав дикорастущих лилий флоры СССР и охрана его генофонда // Доклады Межреспубликанской конференции по интродукции и селекции лилий. Рига. С. 9—15.

Онтогенез видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) и его закономерности // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1689—1700.

Виды лилий флоры СССР и их охрана // Lilias. Прага. № 10. С. 5—12. (На чешском яз.).

1990. Лилии Кавказа и их роль в гибридизации // Lily — Balti. Рига. С. 5—11.

Интродукция луковичных растений сем. *Liliaceae* s. l. в условиях Ленинграда // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Тезисы докладов Всесоюзного научного совещания. Ставрополь. С. 53—57.

Лилии. Л. 384 с.

1991. Структура и ритм развития средиземноморских луковичных растений в Ленинграде // Роль ботанических садов в современном урбанизированном мире. 22—29 апреля 1991 г. IV конгресс Европейско-средиземноморского отделения МАБС. Тбилиси. С. 94.

Луковичные монокарпики и вегетативные малолетники в семействе *Liliaceae* и их формирование в онтогенезе // Бот. журн. Т. 76. № 6. С. 840—849.

1992. New endemic bulbous plants of the St. Petersburg Botanical Garden // Acta Horticulturae. N 325. P. 847—851.

1993. Модели побегообразования луковичных растений сем. *Liliaceae* s. l. // Жизненные формы: онтогенез и структура. М. С. 185—189.

1994. Rare bulbous plants from the former Soviet Union and their introduction // Abstracts XXIV International Horticultural Congress. Kyoto. P. 43.

1995. Структура системы побегов и ее формирование у *Lloydia serotina* (*Liliaceae*) // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 17—27.

Коллекция луковичных растений сем. *Liliaceae* s. l. и основные направления работ с нею // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб. С. 34—36. (Совместно с О. В. Алексеевой).

Особенности биоморфы *Lloydia serotina* Reichenb. // Там же. С. 62—63.

1996. Зинаида Трофимовна Артюшенко // Бот. журн. Т. 18. № 10. С. 130—136. (Совместно с Е. Н. Немирович-Данченко и О. А. Связевой).

The Lily species in the flora of the former Soviet Union and their classification within the genus Lilium // Acta Horticulturae. N 414. P. 133—136.

1997. Новые находки *Allium regelianum* (*Alliacee*) в Волгоградской области // Бот. журн. Т. 82. № 9. С. 109—113. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

1999. История интродукции луковичных растений в Ботаническом саду Санкт-Петербурга // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб. С. 91—94. (Совместно с О. В. Алексеевой).

Луковичные растения семейства Лилейных. СПб.: Наука. 229 с.

2000. Луковица. Луковичка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 321—329.

2001. Онтогенез и ритмика развития монокарпического побега у видов рода *Erythronium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. Т. 86. № 2. С. 102—110.

Тюльпаны. М.: Армада-пресс. 31 с.

Трубчатые лилии // В мире растений. № 11. С. 29—33.

2002. О новой находке редкого исчезающего вида *Bellevalia sarmatica* (*Hyacinthaceae*) и его биологии // Бот. журн. Т. 87. № 5. С. 141—146. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Коллекция луковичных и других растений класса Однодольных // Растения открытого грунта Ботанического сада Бот. ин-та РАН: коллекции, экспозиции. СПб. С. 119—150. (Совместно с О. В. Алексеевой).

К систематике и биоморфологии рода *Barnardia* (*Hyacinthaceae*) // Бот. журн. Т. 87. № 12. С. 116—125. (Совместно с Е. В. Мордак).

Лилии. М.: Армада-пресс. 29 с.

Гиацинты — аристократы весенних цветов // В мире растений. № 7—8. С. 32—38.

2003. Лилии // Азбука цветовода. М.: Дрофа. С. 221—232.

Тюльпаны // Там же. С. 406—419.

Дикорастущие лилии // В мире растений. № 9. С. 32—37.

Дикорастущие лилии (продолжение) // Там же. № 10. С. 30—35.

2004. Род *Prospero* (*Hyacinthaceae*) в Восточной Европе и на Кавказе. Систематика и биоморфология // Бот. журн. Т. 89. № 7. С. 1165—1176. (Совместно с Е. В. Мордак).

Жемчужинки сада // В мире растений. № 9. С. 18—23.

Жемчужинки сада (продолжение) // Там же. № 10. С. 14—18.

Жемчужинки сада (окончание) // Там же. № 11. С. 30—31.

2005. Альстрёмерия — цветок инков // Там же. № 1. С. 38—43.

Лашеналии — пришельцы из Южной Африки // Там же. № 12. С. 38—39.

Астильбы «блестящие» и «неблестящие» // Новинки для сада и огорода. № 9. С. 14—16.

2006. Ананасные лилии — эукомисы // В мире растений. № 4. С. 36—39.

2007. Амазонская лилия, или эухарис // Там же. № 9. С. 40—41.

Биоморфологические типы луковичных растений в семействе *Liliaceae* s. str. и пути их преобразований // Матер. I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге. 21—26 мая 2006 г. С. 9—10.

2008. Ритмы сезонного развития луковичных растений в Ботаническом саду Ботанического института РАН при интродукции // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск. Ч. 6. С. 181—183.

УДК 92 (47 + 57) : 58

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© **А. Д. Михеев,[1] Вл. В. Скрипчинский,[2] А. В. Скрипчинский,[2] Г. Т. Шевченко[3]**

ВАСИЛИЙ ВАСИЛЬЕВИЧ СКРИПЧИНСКИЙ
(к 100-летию со дня рождения)

A. D. MIKHEEV, Vl. V. SKRIPCHINSKY, A. V. SKRIPCHINSKY, G. T. SCHEVCHENKO. VASILIY VASILYEVICH SKRIPCHINSKY (ON THE 100th ANNIVERSARY)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Теле/факс (8793) 321762
E-mail: stbot@yandex.ru
[2] Ставропольский государственный университет
355009 Ставрополь, ул. Пушкина, 1
Теле/факс (8652) 35-40-33
E-mail: stavsu@stavsu.ru
[3] Ставропольский ботанический сад им. В. В. Скрипчинского
355029 Ставрополь, ул. Ленина, 478
Теле/факс (8652) 560371

Поступила 08.08.2008

27 февраля 2009 г. исполнилось 100 лет со дня рождения доктора биологических наук, профессора, Заслуженного деятеля науки РФ, выдающегося ученого-биолога, основателя и первого директора Ставропольского ботанического сада Василия Васильевича Скрипчинского. Он родился в Ростове-на-Дону в семье слу-

жащего. Семья Скрипчинских в 1917 г. переехала в г. Ставрополь и постоянно проживает здесь в пятом поколении. После окончания школы В. В. вынужден был работать рабочим. В период 1928—1931 гг. он учился на агрономическом факультете Северо-Кавказского зернового института, преобразованного в Донской институт сельского хозяйства и мелиорации.

Научной работой В. В. начал заниматься еще студентом под руководством профессоров Донского сельскохозяйственного института И. В. Новопокровского и А. Н. Носатовского. Становлению его как исследователя способствовало прохождение учебной практики в отделе агробиостанции Ставропольской опытной станции под руководством И. С. Амелина, где он принимал участие в изучении местной флоры, собрал большой гербарий и проводил опыты по борьбе с сорняками. В дальнейшем, в годы работы И. В. Новопокровского в БИН им. В. Л. Комарова РАН, В. В. всегда сопровождал его в экспедициях по Ставропольскому краю. Тесная дружба связывала их всю жизнь.

В 1931—1934 гг., работая в Ставропольском отделении госсеминспекции, он помимо служебных обязанностей самостоятельно проводил полевые обследования ботанического состава местных сортов пшеницы, ячменя, овса и других культур. В итоге собрано свыше 1500 образцов в большинстве районов бывшего Ставропольского округа. Результаты данного исследования опубликованы в «Трудах Ставропольского СХИ». Здесь В. В. в 1931 г. выполнил свою первую экспериментальную работу о влиянии сорных растений на урожай яровой пшеницы, опубликованную только в 1947 г.

В 1934 г. В. В. перешел на Всесоюзную рисовую станцию НКЗ СССР (г. Краснодар) на должность научного сотрудника, где работал под руководством профессора К. А. Сорокина, а после его ухода становится заведующим семенной лабораторией. Совместно с К. А. Сорокиным он публикует первую печатную работу (1937), а затем серию работ по семенам и агротехнике риса (1939—1940). Наиболее интересным явились эксперименты по яровизации и фотопериодизму риса. Им впервые показано, что у распространенных в производстве сортов риса реакция на яровизацию отсутствует, а фотопериодическая реакция играет решающую роль для каждого сорта в конкретных районах его возделывания (1949 г.) Даже в районах, близких к экватору, где фотопериод изменяется на 40—50 мин в год, он является могучим фактором. Сделанное предположение привлекло внимание многих специалистов, изучающих фотопериодизм риса на о-ве Цейлон, Тринидад в Южной Индии, Малайе, которые полностью подтвердили гипотезу В. В. Это открытие активизировало изучение фотопериодизма в тропиках и имело большое практическое значение в организации культуры риса в сельскохозяйственном производстве. Оно является основой для понимания географического проявления фотопериодизма не только растений, но и животных, в частности перелета птиц (1940, 1958).

В 1938 г. В. В. возвращается в Ставрополь и здесь до конца своей жизни неутомимо проводит научно-исследовательскую работу. На Ставропольском опытном поле многолетних культур он изучает биологию развития злаков. В. В. работал совместно с профессором А. И. Державиным, известным селекционером многолетней ржи и сорго-гумаемых гибридов.

Необычным было официальное вхождение молодого ученого в научный мир. С августа 1941 по сентябрь 1945 г. В. В. Скрипчинский был в рядах Советской Армии, служил в запасной части, дислоцированной в г. Каттакургане (Узбекистан), где находился в эвакуации Харьковский сельскохозяйственный институт, в котором работали известные ученые — физиолог Ф. Ф. Мацков, генетик Л. Н. Делоне и биолог И. С. Амелин. Последние были знакомы с публикациями В. В. Скрипчинского. Они помогли оформить их в качестве кандидатской диссертации. Так, в трудные военные годы на заседании Ученого совета Харьковского ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственного института в г. Каттакургане 17 февраля 1944 г. успешно прошла защита диссертации на ученое звание кандидата сельскохозяйственных наук.

Находясь на службе, В. В. выкраивал время для изучения местной флоры и собрал огромный гербарий. Этими сборами положено начало гербариям Ставропольских краеведческого музея и Ботанического сада, в которых и по сей день Среднеазиатский раздел в значительной степени состоит из его сборов.

После демобилизации В. В. возвращается на Опытное поле многолетних культур и дополнительно начинает работать в должности доцента в Ставропольском сельскохозяйственном институте на кафедре ботаники и физиологии растений, которую возглавлял профессор Я. И. Проханов. В апреле 1947 г. он сразу вступает в члены ВБО и организует при кафедре ботанико-физиологический кружок, в котором работало свыше 60 студентов агрономического факультета. Педагогом он был замечательным, требовательным и справедливым. Многие из кружковцев впоследствии стали крупными учеными и защитили докторские и кандидатские диссертации (Г. И. Брюхович, А. И. Галушко, Л. Д. Максименко, Е. И. Руденко и др.).

События 1948 г. оборвали плодотворную работу на Опытном поле, которое было ликвидировано. Все экспериментальные исследования пришлось сосредоточить в институте. В 1958 г. он защищает докторскую диссертацию, научным консультантом которой был академик М. Х. Чайлахян, в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. В 1966 г. утвержден в ученом звании профессора по физиологии растений.

В период с 1955 по 1971 г. В. В. принимает деятельное участие в дискуссии по переоценке работ агробиологической науки Т. Д. Лысенко на страницах журналов: «Успехи современной биологии» (1940, 1943, 1947), «ДАН СССР» (1950, 1956, 1963), «Бюллетень МОИП» (1956, 1963, 1965), «Ботанический журнал» (1955, 1957), «Генетика» (1965, 1965а). На основании глубоких теоретических разработок и достоверных результатов многочисленных опытов в этих публикациях показана методологическая несостоятельность экспериментов по «переделке» озимых в яровые и обратно, неправильность толкования работ И. В. Мичурина и ошибочность теории стадийного развития растений. Здесь В. В. проявил себя как яркий борец за чистоту и правду в науке.

С этой борьбой были связаны и неприятности в личной жизни. В 1959 г. с ярлыком «вейсманиста-морганиста» он был уволен из Сельскохозяйственного института и с этого момента начинается следующий этап его научной деятельности.

Уже в 1957 г. В. В. инициировал создание Ставропольского отделения ВБО, бессменным председателем которого был до конца жизни. Отделение объединяло всех ботаников края, и деятельность его была очень активной.

В 1958 г., организовав активную группу из местных ученых, специалистов, руководящих работников города и края, горячо любящих природу Ставрополья, В. В. работает на общественных началах над созданием Краевого ботанического сада в течение полутора лет. В. В. отдавался делу с большим азартом, который зажигал руководителей края, города, общественность. Им были разработаны плановое задание на строительство сада, зонирование и разбивка его территории (102 га), списки интродуцируемых растений, тематика научных исследований. Большую помощь в консультировании постоянно оказывали Совет ботанических садов, академик Н. В. Цицин и ландшафтный архитектор ГБС РАН И. М. Петров и ставропольские архитекторы И. В. Лысякова, А. Г. Лысяков. С 1960 г., с момента юридического становления сада, В. В. назначается его первым директором и оставался бессменным научным руководителем в течение 26 лет. На базе Ботанического сада проведено 3 всесоюзных совещания: Симпозиум по изучению морфологических основ онтогенеза высших растений (1970), VI совещание по вопросам изучения флоры и растительности высокогорий (1974) и Пленарная сессия Совета ботанических садов СССР по проблеме охраны редких видов растений (1976).

Помимо работы по созданию Ставропольского ботанического сада В. В. поддержал инициативу В. В Мороза, управляющего трестом «Горзеленхоз» г. Пятигорска, энтузиаста зеленого строительсва, провести ревизию насаждений заброшенного на долгие послевоенные годы Перкальского арборетума, реставрировать и создать на его базе Пятигорский ботанический сад. Проект такого сада под руководством Ботанического института РАН был разработан, но, к сожалению, не осуществлен.

Деятельность В. В. в науке была многогранной, очень интересной и продуктивной. Несмотря на очень трудный организационный период, постоянное отвлечение на административно-хозяйственную работу, В. В. с исключительной энергией и настойчивостью продолжает обобщать и развивать научные исследования в области биологии развития растений, фотопериодизма.

В 1971 г. в издательстве «Колос» издает учебное пособие для агрономических специальностей сельскохозяйственных вузов «Физиология индивидуального развития растений» (совместно с профессором П. И. Гупало). Затем — монография «Биология и хозяйственная ценность двуручек» (1972 г.), в которой проанализирован опыт физиологии развития растений разнообразных полевых культур. Оценивая результаты собственных исследований приспособительного значения фотопериодизма, а также мировую литературу по экологии, генетике, физиологии, систематике растений и животных, В. В. публикует в 1975 г. работу «Фотопериодизм — его происхождение и эволюция». Проблемы эволюции онтогенеза стали темой его доклада на Тимирязевских чтениях в 1971 г. («Эволюция онтогенеза растений»).

Как авторитетного ученого в области биологии его пригласили участвовать в издании Сельскохозяйственной (Скрипчинский, 1971) и Большой Советской Энциклопедии (Скрипчинский, 1975).

Президиум Верховного Совета РСФСР Указом от 13.02.1980 г. присвоил Василию Васильевичу звание Заслуженного деятеля науки РСФСР.

Помимо исследований, имеющих общенаучную направленность, он в течение всего периода жизни в Ставрополе наблюдал и изучал природу Ставропольского края и вел другие исследования краеведческого характера. Совместно с учеными Ставропольского государственного педагогического института описан ряд ботанических и краеведческих маршрутов для школьников, туристов и ботаников в книгах «По родному Ставрополью» (1950), «Экскурсии по Ставрополью» (1951), «Кавказские Минеральные Воды» (1952), выдержавших несколько изданий.

Изучение В. В. Скрипчинским *Euphorbia aristata*, вида, внесенного в «Красную книгу». 1976.

Благодаря его личной инициативе и непосредственному участию в крае была организована многоплановая работа по охране природы. С именем В. В. связано создание 9 заказников травянистых и болотных фитоценозов, организация Архызского филиала Тебердинского биосферного заповедника. Группой ученых создан уникальный альбом документальных фотографий «Архыз не должен умереть», демонстрирующих нарушение основных законодательных актов по охране лесов и субальпийских лугов. Указанные действия отвели угрозу вырубки лесов и способствовали поддержанию заповедного режима. Продолжительно совместно с краеведом В. Г. Гниловским он выступал в защиту лесов края, добившись перевода их в 1-ю группу. Они аргументированно доказали необходимость сохранения гор лакколитов района КМВ и прекращения разрушения горы Змейки, о недопустимости ликвидации Тебердинского заповедника, многих памятников природы, истории и архитектуры.

Совместно с художником-пейзажистом П. М. Гречишкиным были подготовлены специальные экспозиции в Краеведческом музее, где отображена природа края и опубликованы две статьи (1964, 1976) о творчестве П. М. Гречишкина. Итоговой работой по природоохранной тематике является книга коллектива авторов об охране растительного и животного мира Ставропольского края, созданная под общей редакцией В. В. Скрипчинского, «Сохраним для потомков» (1984).

В. В. неоднократно избирался в руководящие органы ряда научно-общественных организаций: председателем Ставропольского отделения Всесоюзного ботанического общества и Северо-Кавказского регионального Совета ботанических садов; заместителем председателя краевого совета Всероссийского общества охраны природы и его почетный член с 1967 г.; членом президиума Всесоюзного ботанического общества, научных советов Академии наук СССР по проблемам «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и «Интродукция и акклиматизация растений», Редакционного совета «Физиология растений», с 1978 г. он член редколлегии «Материалов по изучению Ставропольского края» и Музейно-краеведческого совета г. Ставрополя, Ученого совета Тебердинского государственного заповедника и др.

Он часто выступал с публичными лекциями по вопросам биологии и природоохранной тематике, много работал по воспитанию и подготовке молодых научных сотрудников и аспирантов. Он очень хорошо знал и любил философию, историю, поэзию М. Ю. Лермонтова, классическую музыку, живопись и зодчество.

В. В. Скрипчинским опубликовано 223 научные работы, в том числе 16 монографий. Неизданной осталась рукопись книги «Растительность Ставрополья в прошлом, настоящем и будущем» объемом 191 с.

В июле 1999 г. по ходатайству научной общественности, губернатора и Краевой Думы имя В. В. Скрипчинского присвоено Ставропольскому ботаническому саду. Его именем назван и описан редкий вид *Centaurea scripczinskyi* Mikheev из locus classicus близ Кисловодска (Михеев, 2000).

Яркая творческая жизнь В. В. Скрипчинского, принципиальность, преданность и самоотверженное служение интересам науки, скромность и доброжелательное отношение к людям принесли ему всеобщее заслуженное глубокое уважение. Он оставил глубокий след в научной жизни не только Ставрополья, но и далеко за его пределами. Нам всем, его коллегам очень повезло, что в нашей жизни был этот прекрасный человек с добрым сердцем. Огромную благодарность, верность ему, чувство никогда не проходящих симпатий мы храним в душе, как хранят самое дорогое.

Список основных научных трудов В. В. Скрипчинского

1937. К вопросу об определении всхожести семян риса окрашиванием // Тр. Рисовой опытной станции НКЗ СССР. Вып. VII. Краснодар. С. 10—15. (Совместно с К. А. Сорокиным).

1939. Пути создания элиты риса в Краснодарском крае // Советский хлопок. № 9. С. 7—11.

Послеуборочное дозревание риса // Докл. ВАСХНИЛ. Вып. 17. С. 3—7.

Агротехника культуры риса в Казахстане // Семеноводство риса. Алма-Ата: Казгосиздат. С. 35—42. (Совместно с А. П. Джулаем и А. Т. Шадриным).

1940. Яровизация риса // ДАН СССР. Т. XXIX. № 5—6. С. 425—429.

Индивидуальное развитие и стадийность однолетних и многолетних растений // Усп. соврем. биол. Т. XIII. Вып. 3. С. 525—536.

The factor which stimulated the rice into flowering under tropical conditions // Tropical Agriculture. Vol. 95. N 10. P. 205—211.

1943. Физиологическая сущность световой стадии развития в свете новейших достижений // Усп. соврем. биол. Т. XVI. Вып. 2. С. 173—200.

1946. Динамика сортовой чистоты озимых пшениц // Селекция и семеноводство. № 9—10. С. 43—45.

1947. Динамика поспевания семян риса в метелке // Тр. Ставроп. сельскохозяйст. ин-та. Ставрополь. С. 62—67.

Опыт учета влияния сорняков на характер развития и продуктивность колоса яровой пшеницы Мелянопус 069 // Там же. С. 91—93.

Форма и развитие растений // Усп. соврем. биол. Т. XXIV. Вып. 6. С. 403—416.

1949. Значение факторов внешней среды и различных частей зерновки для прорастания физиологически незрелых семян пшеницы // ДАН СССР. Т. XIV. № 5. С. 723—725. (Совместно с Е. В. Руденко).

1950. Стадийность растений первого года жизни дикой и культурной многолетней ржи // ДАН СССР. Т. XX. № 5. С. 905—908.

Образование и дальнейшее развитие почек у многолетних и однолетних злаков в связи с ходом отмирания листьев и соломины // Сб. науч.-исслед. работ студентов Ставроп. сельскохозяйст. ин-та. Вып I. Ставрополь. С. 60—68. (Совместно с Г. В. Брюхович).

Новый способ графического изображения сложного колоса, позволяющий охарактеризовать его череззерницу // Там же. С. 84—88. (Совместно с А. А. Пономаревым).

Втягивающие корни и самозарывание луковиц у пролески сибирской // Там же. С. 112—115. (Совместно с Л. П. Максименко).

Развитие корневой системы у сорго-гумаевых гибридов в условиях Ставрополя // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 2—3. Ставрополь. С. 11—20. (Совместно с Е. В. Руденко).

Хозяйственно-биологические особенности многолетних видов горошка (*Vicia* L.) и чины (*Lathyrus* L.) // Тр. Ставроп. сельскохозяйст. ин-та. Вып. 4. Ставрополь. С. 41—54.

Световая стадия развития и продвижение культуры риса на север // Там же. С. 87—111.

По родному Ставрополью. Маршруты экскурсий и походов. Ставрополь. 82 с. (Совместно с В. Г. Гниловским и П. А. Резником).

1951. Динамика отмирания вегетативных органов многолетних и однолетних злаков во время поспевания семян // ДАН СССР. Т. XXIX. № 6. С. 1037—1040. (Совместно с Г. В. Брюхович и Л. Д. Максименко).

Число зародышевых корней, развивающихся при прорастании семян яровых и озимых сортов пшеницы и ячменя // ДАН СССР. Т. XXX. № 6. С. 981—983.

Использование представителей дикорастущей флоры для создания многолетних культурных растений // Матер. Первого Всесоюз. совещ. ботаников и селекционеров. М.: Изд-во АН СССР. Вып. I. С. 94—106.

Экскурсии по Ставрополью. Ставрополь. 269 с. (Совместно с В. Г. Гниловским, П. А. Резником и А. И. Галушко).

1952. Вегетативная жизнь, репродукция и отмирание однолетней и многолетней ржи в зависимости от срока посева // ДАН СССР. Т. XXXIII. № 3. С. 497—500.

Вечная мерзлота на горе Развалке и ее растительность // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 4. Ставрополь. С. 107—130. (Совместно с А. И. Галушко и Л. Д. Максименко).

Иван Васильевич Новопокровский (некролог) // Там же. С. 239—248. (Совместно с И. Т. Васильченко и Я. И. Прохановым).

Отмирание многолетних и озимых злаковых растений при различной продолжительности яровизации семян // ДАН СССР. Т. XXXVII. № 5. С. 861—864.

Кавказские Минеральные Воды. Путеводитель. Раздел экскурсий. Ставрополь. С. 235—384. (Совместно с А. И. Галушко).

1954. Кормовая рожь на Ставрополье // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 6. Ставрополь. С. 77—129.

Морозостойкость многолетней культурной ржи // Тр. Ставроп. сельскохозяйст. ин-та. Вып. VI. Ставрополь. С. 43—70.

Драгоценные зерна // Беседы о замечательных растениях. Ставрополь. 72 с.

1955. Превращение озимых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина // Бот. журн. Т. 40. № I. С. 64—90.

Продолжительность жизни и функционирования корней у разных форм многолетней ржи и житняка // ДАН СССР. Т. XXXIX. № 2. С. 371—373.

К методике определения интенсивности транспирации злаков при помощи торзионных весов путем быстрого взвешивания листьев // Физиол. раст. Т. 2. Вып. 3. С. 303—306. (Совместно с П. Г. Косиковой).

Зимний покой древесных и кустарниковых пород в районе г. Ставрополя // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 7. Ставрополь. С. 135—163. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

1956. Некоторые особенности стадийного развития различных сортов ячменя, обеспечивающие возможность их перезимовки // ДАН СССР. Т. 109. № 6. С. 1210—1213.

Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина. I. Учение И. В. Мичурина о жизненных фазах онтогенеза растений и его практическое использование в работе по созданию новых сортов плодовых деревьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. XI. Вып. 4. С 53—66.

Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина. II. Эволюция, стадийность и жизненные фазы растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. XI. Вып. 5. С 67—82.

Отношение различных видов многолетних злаков к засухе в связи с длительностью функционирования старых корней // Тр. Ставроп. сельскохозяйст. ин-та. Вып. VII. Ставрополь. С. 93—117. (Совместно с П. Г. Косиковой).

Содержание каротина и хлорофилла в листьях некоторых кормовых и зерновых злаков Ставрополья в разные фазы развития // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 8. Ставрополь. С. 61—72. (Совместно с Б. Г. Имбсом, П. Г. Косиковой и М. М. Ледохович).

1957. Еще раз о превращении озимых злаков в яровые в свете учения Ч. Дарвина // Бот. журн. Т. 42. № 4. С. 610—624.

Засухоустойчивость и некоторые особенности водного режима многолетней ржи и других злаков в связи с возрастом растений // Физиол. и орошаемое земледелие. М.: Изд-во АН СССР. С. 300—311.

Влияние закаливания семян многолетней ржи на засухоустойчивость растений // Памяти акад. Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР. С. 118—129. (Совместно с П. Г. Косиковой и М. С. Микулиной).

1958. Приспособительные реакции, регулирующие процессы развития высших растений, в свете общих закономерностей онтогенеза // Тез. докл. Делегат. съезда ВБО, 5—15. V. 1957. Л.: Наука. С. 21—23.

Некоторые закономерности формирования куста у многолетних рыхлокустовых злаков в первый и последующие годы жизни в сравнении с родственными им однолетними злаками // ДАН СССР. Т. 118. № 4. С. 829—832.

Зависимость функционирования органов вегетативного воспроизведения многолетних и однолетних злаков от процесса образования семян // ДАН СССР. Т. 118. № 5. С. 1046—1048.

Снятие яровизационных изменений в процессе вегетативного воспроизведения растений // Физиол. раст. Т. 5. Вып. 2. С. 166—174.

Естественное изменение длины дня в тропиках как фактор, регулирующий ритмы роста и развития местных растений // Бот. журн. Т. 43. № 4. С. 490—503.

Некоторые закономерности онтогенеза многолетних и однолетних кустовых злаков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ставрополь. 36 с.

1959. Приспособительные реакции, регулирующие процессы роста и развития растений, в свете общих закономерностей онтогенеза // Итоги и перспективы исследований развития растений. М.: Изд-во АН СССР. С. 66—81.

Биологические особенности и перспективы использования яровых и озимых форм многолетней ржи // ДАН СССР. Т. 129. № 3. С. 691—694.

1960. Некоторые биологические свойства многолетних и однолетних форм кустовых злаков и проблема эволюции видов рода *Secale* L. // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции: Сборник, посвященный 70-летию со дня рождения акад. Н. И. Вавилова. М.: Изд-во АН СССР. С. 242—249.

Годичные циклы развития некоторых луковичных и корневищных видов растений Ставропольской флоры // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 10. Ставрополь. С. 222—244. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

Новое местонахождение редкого Ставропольского эндема молочая остистого *Euphorbia aristata* Schmalh. // Там же. С. 326—327. (Совместно с В. Г. Танфильевым).

Приспособления многолетних кустовых злаков к переживанию зимних морозов и летней засухи // Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР. С. 555—558.

Приспособительное значение фотопериодической реакции некоторых злаков и ее эволюционное возникновение // Вопросы ботаники. Вып. 3. Л.: Наука. С 33—35.

Особенности развития и зимостойкость некоторых яровых сортов пшеницы в связи с их фотопериодической реакцией // ДАН СССР. Т. 130. № 4. С. 932—935.

Ставропольский ботанический сад // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 39. С. 3—6. (Совместно с А. А. Клоповым).

1961. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. Т. 46. № 7. С. 949—958. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

Биологические основы многолетности кустовых злаков в связи с отдаленной гибридизацией // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 43. С. 34—47.

1963. Некоторые вопросы эволюции онтогенеза растений // IV Всесоюз. совещ. эмбриологов, 19—27.VI.1963: Тез. докл. М.: Изд-во АН СССР. С. 41—42.

Некоторые вопросы теории онтогенеза растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 68. Вып. 3. С. 61—75.

1964. «Вечная» мерзлота горы Развалки // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 11. Ставрополь. С. 85—99. (Совместно с В. Г. Гниловским).

Времена года Ставропольской лесостепи в картинах художника П. М. Гречишкина // Там же. С. 153—164.

Морозостойкость вегетативных зачатков некоторых геофитов Ставропольской флоры // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 55. С. 102—113. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским и Г. Т. Шевченко).

Культура риса // Природа. № 1. С. 20—28. (Совместно с Н. Б. Натальиным).

Development of the vegetative and reproductive primordia in bulbs and tubers in relation to temperature // Abstr. X Intern. Bot. Congress. P. 2. Edinburgh. 464 p. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

1965. Годичные циклы морфогенеза некоторых видов Лилейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. Вып. 1. С. 85—102. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

О различии во взглядах И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко на некоторые из основных проблем генетики // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. Вып. 1. С. 105—116.

Теория стадийности и селекция растений // Генетика. № 3. С. 144—160.

1966. Онтогенез растений и внешняя среда // Докл. Ереванского симпоз. по онтогенезу высших растений. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР. С. 36—54.

Некоторые биологические свойства многолетней ржи как кормовой культуры // Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Вып. 11. Ставрополь. С. 104—118.

[Рец.] *В. З. Сергеев.* Изменение яровых ячменей и пшениц в озимые. Изд-во Рост. ун-та // Генетика. № 1. С. 179—184.

1967. Особенности роста и развития некоторых видов злаков и декоративных многолетников в различных вертикальных поясах Ставрополья // Науч.-производ. конф., посвященная 50-летию Великой Октябрьской социалист. революции: Тез. докл. Т. II. Ставрополь. С. 72—73. (Совместно с Ю. А Дударем, Вл. В. Скрипчинским и Г. Т. Шевченко).

Айва Маулея и перспективы ее культуры на Ставрополье // Там же. С. 95—96. (Совместно с Л. Ф. Степаненко).

Опыт выращивания березы из самосева в целях озеленения // Там же. С. 97—98. (Совместно с Л. В. Бойко).

1968. Многолетняя рожь-двуручка, ее происхождение, биология и перспективы дальнейшей селекции // Всесоюз. совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных: Тез. докл. 27 II—2 III 1968. М. С. 104—106.

Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпических побегов и ритмов сезонного развития травянистых растений // Реф. докл. Всесоюз. межвузовской конф. по морфологии растений. М.: Изд-во МГУ. С. 260—261. (Совместно с Ю. А. Дударем, Вл. В. Скрипчинским и Г. Т. Шевченко).

Морфогенез монокарпических побегов некоторых видов *Crocus* L., *Colchicum* L., *Scilla* L. // Там же. С. 261—263. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

Морфогенез монокарпических побегов и годичные циклы развития тюльпанов // Там же. С. 329—330. (Совместно с Г. Т. Шевченко).

Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. Т. 53. № 9. С. 1233—1245. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским и Г. Т. Шевченко).

1969. Очерк истории физиологии развития растений // Проблемы физиол. раст. Исторические очерки. М.: Наука. С. 45—87.

[Рец.] *К. М. Завадский.* Вид и видообразование // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. С. 154—157.

Некоторые биологические и хозяйственно ценные особенности клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.) в связи с введением его в культуру // Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Вып. VII. Ставрополь. С. 111—138. (Совместно с Г. Т. Шевченко).

1970. Многолетняя рожь-двуручка, ее происхождение и перспективы дальнейшей селекции // Отдаленная гибридизация. Зерновые и зернобобовые культуры. М.: Колос. С. 383—389.

Выступление на дискуссионном обсуждении докладов Ереванского симпозиума. Онтогенез высших растений // Сообщения Ереванского симпоз. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР. С. 320—333.

Проблемы эволюционной физиологии онтогенеза растений // Матер. Годичной конф. Ленинградского отд. советского национального объединения истории и философии, естествознания и техники. Л. С. 128—130.

Морфогенез и индивидуальное развитие растений в свете категорий форма—содержание и структура—элемент—функция // Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва «Морфогенез растений». Ч. I. Вып. X. Ставрополь. С. 5—65.

Проблема эволюции фотопериодизма растений // Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва «Аграрное учение В. И. Ленина и некоторые вопросы сельскохозяйственной науки». Ч. II. Вып. XI. Ставрополь. С. 114—129.

Онтогенез и морфогенез высших растений // Реф. докл. Всесоюз. симпоз. по изучению морфологических основ онтогенеза высших растений (г. Ставрополь). М.: МГУ. С. 93—95.

И. В. Новопокровский (к 90-летию со дня рождения) // Календарь памятных дат по Ставропольскому краю на 1970 г. Ставрополь. С. 53—55.

Научно-технический прогресс в селекции и семена сортов озимой пшеницы в Ставропольском крае // Научно-технический прогресс в сельском хозяйстве Ставрополья. Ставрополь. С. 170—178.

1971. Двуручки // Сельскохозяйственная энциклопедия. Т. 2. М.: Изд-во Сов. энциклопедия. Столбец 204—205.

Эволюция фотопериодизма в растительном мире // Усп. соврем. биол. Т. 72. Вып. 2(5). С. 291—307.

Генетика фотопериодизма покрытосеменных // Генетика. Т. VII. № 10. С. 140—152.

Тюльпан Шренка (*Tulipa schrenkii* Rgl.) на Ставрополье // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 12—13. Ставрополь. С. 137—156. (Совместно с Г. Т. Шевченко).

Ярослав Иванович Проханов // Там же. С. 397—400.

Опыт воссоздания луговой степи и возможности его использования при классификации растений // Тез. докл. совещ. по классификации растительности. Л. С. 34—36. (Совместно с Ю. А. Дударем и В. Г. Танфильевым).

Физиология индивидуального развития растений. М.: Колос. 224 с. (Совместно с П. И. Гупало).

Интродукция хеномелес роскошной в Ставропольском ботаническом саду // Раст. ресурсы. Т. VII. Вып. 2. С. 234—242. (Совместно с Л. И. Поляковой и Л. Ф. Степаненко).

Искусственное восстановление первичных типов растительности как составной части природных биогеоценозов // Бот. журн. Т. 56. № 12. С. 1725—1738. (Совместно с В. Г. Танфильевым, Ю. А. Дударем и Л. И. Пешковой).

1972. Основные закономерности онтогенеза покрытосеменных растений и их значение для изучения сельскохозяйственных культур // Проблемы индивидуального развития сельскохозяйст. растений (Реф. докл. Всесоюз. симпоз. 24—27 октября 1972 г., Одесса). М. С. 12—14.

Биология и хозяйственная ценность двуручек. М.: Россельхозиздат. 120 с.

Автономизация онтогенеза растений в связи с проблемой прогрессивного развития // Закономерности прогрессивной эволюции. Л. С. 330—343. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

Опыт воссоздания естественных и искусственных лугов путем посадки дерна в свете проблемы борьбы с эрозией почвы // Результаты исследований, разработка и внедрение научных рекомендаций по защите почв от ветровой эрозии в европейской части СССР: Тез. докл. к Всесоюз. семинару 6—8 июня. Ставрополь. С. 95—97. (Совместно с В. Г. Танфильевым, Ю. А. Дударем и В. В. Кравцовым).

Экспериментальное изучение динамики растительности луговых степей Ставропольского плато, воссоздаваемых пересадкой дерна // Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ: Тез. докл. Л.: Наука. С. 85—86. (Совместно с Ю. А. Дударем).

1973. Introdoccion y morfogenessis. Introduction de plantas // Aeriea Tecchnico-Cientifacas Investigaciones Agricolas. Cuba. Indio Hatuey. A-3. P. 1—21. (Совместно с Ю. А. Дударем, Вл. В. Скрипчинским и Г. Т. Шевченко).

Об охране вод верховий Кубани и ее притоков в горной части Ставропольского края // Географические проблемы изучения, охраны и рационального использования природных условий и ресурсов Северного Кавказа: Тез. докл. Ставрополь. С. 153—154.

Опыт искусственного воссоздания разрушенных фитоценозов и возможности его использования в условиях Северного Кавказа // Там же. С. 120—121.

Краткий обзор основных работ, выполненных в 1970 году по теме: Интродукция инорайонных и введение в культуру местных дикорастущих древесных, кустарниковых и травянистых растений с целью использования их в зеленом строительстве и сельском хозяйстве Ставропольского края // Научные достижения сельскому хозяйству. Вып. I. Ставрополь. С. 215—226.

Основные закономерности онтогенеза высших растений и их значение для интродукции и акклиматизации // Ритмы роста и развития растений: Тез. докл. Всесоюз. совещ. 13—15 марта 1973. М. С. 135—137.

Опыт искусственного воссоздания разрушенных фитоценозов // Изв. Сев.-Кав. научного центра высшей школы. Естественные науки. № 3. С. 17—20.

Проблема воды в Предкавказье // Природа. № 4. С. 44—49. (Совместно с Е. Б. Величко).

Пути воссоздания уничтоженных природных биоценозов и использование их для сохранения редких видов растений // Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. С. 54—56. (Совместно с В. Г. Танфильевым и Ю. А. Дударем).

1974. Значение высотной поясности на северном склоне Кавказа для разложения популяции зерновых злаков при проведении селекционных работ // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растит. высокогорий. Ставрополь. С. 72—74. (Совместно с М. М. Джуккаевым).

Значение растительности высокогорий для народного хозяйства Ставропольского края и задачи ее рационального использования // Там же. С. 263—265.

Стадийное развитие растений // Сельскохозяйственная энциклопедия. Т. 5. М.: Изд-во Сов. энциклопедия. Столбец 1021—1023.

Основные закономерности онтогенеза покрытосеменных и их значение для изучения сельскохозяйственных культур // Вопросы генетики, селекции и семеноводства. Вып. II. Одесса. С. 39—50.

Эволюционная физиология развития растений, ее содержание и перспективы дальнейшего прогресса // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л. С. 82—85.

1975. Глава 16. Индивидуальное развитие растений // История биологии. С начала XX века до наших дней. М.: Наука. С. 351—361.

Фотопериодизм. Его происхождение и эволюция. Л.: Наука. 244 с.

Эволюция приспособительных реакций онтогенеза высших растений // Биология развития растений. М.: Наука. С. 5—23.

Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 95. С. 35—42.

The origin and evolution of photoperiodic and thermal adaptive responses in plants // Тез. докл. XII Междунар. ботанического конгресса. Т. 2. Л. С. 316.

The ways to establish of the natural vegetation in urban and suburban zones // Там же. С. 545.

Покой у растений // Большая Советская Энциклопедия. Т. 20. М.: Изд-во Сов. энциклопедия. Столбец 481—482.

[Рец.] *Н. П. Аксенова, Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова.* Цветение и его фотопериодическая регуляция. М.: Наука. 1973 // Физиол. раст. Т. 22. Вып. 5. С. 1091—1093.

Распространение клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.) в Ставропольском крае // Новые виды и формы садовых и декоративных растений. Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Вып XVII. Ставрополь. С. 160—165. (Совместно с Э. К. Волошенко и Г. Т. Шевченко).

Опыт интродукции и введения в культуру березы в Ставрополе // Там же. С. 95—108. (Совместно с Л. В. Бойко).

Морфобиологическая изменчивость северокавказских популяций клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.) // Там же. С. 165—195. (Совместно с Э. К. Волошенко).

1976. Проблема сохранения ценных, редких и исчезающих видов природной флоры и растительных сообществ // Охрана ценных, редких и исчезающих видов растений Ставропольского края. Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Вып. 39. Ставрополь. С. 5—22.

Морфобиологические основы онтогенеза эфемероидных геофитов и проблема его эволюционного становления. Т. 42. Проблемы экологической морфологии растений // Тр. МОИП. М. С. 167—185. (Совместно с Вл. В. Скрипчинским).

Сезонные смены аспектов на воссозданной луговой степи // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 14. Ставрополь. С. 55—62. (Совместно с Ю. А. Дударем).

Природа в творчестве художника П. М. Гречишкина // Там же. С. 100—124.

Сохранение редких видов растений в искусственно воссоздаваемых сообществах // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 100. С. 66—67.

1977. Эволюция онтогенеза растений // 36-е Тимирязевское чтение. М.: Наука. 87 с.

Раздел I. Интродукция видов и сортов растений. Общие итоги работы Ставропольского ботанического сада по интродукции видов и сортов растений // Интродукция, акклиматизация и введение в культуру хозяйственно ценных растений. Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Вып. 43. Ставрополь. С. 6—12.

Раздел II. Интродукция фитоценозов. К постановке вопроса об интродукции растительных сообществ // Там же. С. 70—77.

Флора Ставропольского края в ценозах. I. Введение // Там же. С. 116—121.

Развитие геофитов Ставропольской флоры при переносе их на разные высоты // Тр. Тебердинск. гос. заповедника. Вып IX. Ставрополь. С. 214—246. (Совместно с Ю. А. Дударем, Вл. В. Скрипчинским, Г. Т. Шевченко).

Ценные участки природной растительности // Природа Ставрополья. Ставрополь. С. 143—154. (Совместно с В. Г. Танфильевым).

1978. Проблема интродукции природных растительных сообществ // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 162—163.

Пути разработки прогноза состояния природной и интродуцированной растительности Ставропольского края на 2000 год // Матер. Юбил. сессии Ставроп. НИИ сельского хоз-ва, посвященной 60-летию Великой Октябрьской социалист. революции. Ставрополь. С. 154—162.

Восстановление естественной растительности как элемента оптимизированных ландшафтов // Экологические проблемы сельского хозяйства. М.: Наука. С. 200—201.

1979. Природные заказники // Блокнот агитатора. № 13. Ставрополь. С. 28—30.

К вопросу возникновения фотопериодической реакции и этапах ее эволюции // Усп. соврем. биол. Т. 87. Вып. 3. С. 409—425.

1980. Охрана природной флоры и растительности Ставропольской возвышенности // Степи и луга. Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Ставрополь. С. 49—64.

Охрана природной среды в связи с рациональной системой сельского хозяйства // Система ведения сельского хозяйства Ставропольского края. Ставрополь. С. 460—468.

1981. Воссоздание природных травянистых угодий, достигших крайней степени разрушения // Вестн. сельскохоз. науки. Вып. 7. С. 122—130.

1982. Опыт воссоздания природных растительных сообществ на территориях с полностью уничтоженной естественной растительностью // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. Матер. I Всесоюз. конф. по охране редких растит. сообществ 29 октября—2 ноября 1981. М. С. 78—80.

Воссоздание типов лесов, близких к естественным // VIII Дендрологический конгресс социалист. стран: Тез. докл. АН СССР. АН ГрССР, Совет бот. садов СССР. Тбилиси. С. 186.

1983. О принципах строительства природных зон в районах высокой урбанизации // Теоретические основы интродукции растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. М.: Изд-во ГБС. С. 287.

Воссоздание и интродукция древесных и травяных ценозов // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 497—498.

1984. Миллионы лет назад. Человек — геологическая сила. Наука в защиту растений. Решение задачи в наших силах. Редкие и исчезающие виды растений. Рожь Куприянова // Сохраним для потомков. (Под общей ред. проф. В. В. Скрипчинского). Ставрополь. С. 12—60, 74—75, 155.

1985. Эволюция онтогенеза в растительном мире // «Эволюция функций в растительном мире». Тр. Биолог. НИИ ЛГУ. № 36. Л.: ЛГУ. С. 161—187.

1986. Пути сохранения лесостепи на Ставропольской возвышенности // Изучение и охрана малых заповедных территорий. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. С. 95—100.

Искусственное создание модели природных фитоценозов и сохранение в них генофонда редких видов растений // Редкие и исчезающие виды растений и животных и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. Ставрополь. С. 62—63.

Природоохранные исследования, проведенные в ботаническом саду // Охрана и рациональное использование растительного мира Ставропольского края. Тр. Ставроп. НИИ сельского хоз-ва. Ставрополь. С. 5—15.

Задачи Ставропольского ботанического сада в области интродукции и охраны растительного мира // Итоги интродукции растений. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. ун-та. С. 3—7.

Создание моделей древесных и травяных сообществ в свете теории интродукции растений // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 140. С. 25—29.

1988. Ботанические заказники Ставропольской возвышенности // Матер. по изуч. Ставроп. края. Вып. 15—16. Ставрополь. С. 77—121.

История формирования архитектурного облика города Ставрополя // Там же. С. 235—242. (Совместно с В. Г. Гниловским).

Геолог, краевед В. Г. Гниловской // Там же. С. 381—394. (Совместно с В. В. Савельевой).

УДК 58.007
Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© Ю. В. Науменко, В. И. Ермолаев

ТАТЬЯНА ГРИГОРЬЕВНА ПОПОВА
(к 110-летию со дня рождения)

Yu. V. NAUMENKO, V. I. ERMOLAEV. TATYANA GRIGORIEVNA POPOVA
(ON THE 110-YEARS ANNIVERSARY)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 3301986
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 12.05.2008

В январе 2008 г. исполнилось 110 лет со дня рождения разностороннего ученого широкого профиля, известного флориста-систематика-альголога с мировым именем, доктора биологических наук Татьяны Григорьевны Поповой (1898—1992 гг.).

Татьяна Григорьевна родилась 25 января (11 января по старому стилю) 1898 г. в украинском селе Немировец Бердичевского уезда Житомирской губернии (ныне Киевская обл.) в семье мелкого служащего. Окончив в 1916 г. гимназию с золотой медалью, она поступила в Томский государственный университет. После окончания естественного отделения университета училась в аспирантуре при кафедре ботаники, руководимой профессором В. В. Сапожниковым.

Еще в аспирантуре Т. Г. начала свою педагогическую деятельность на рабфаке при Томском университете. После окончания аспирантуры в 1925 г. работала ассистентом кафедры ботаники, а в 1934 г. была назначена на должность доцента.

Работая в Томском университете, Т. Г. занималась вначале высшими растениями, а с 1927 г. начала специализироваться по изучению низших растений. Западная Сибирь с ее изобилием водных ресурсов представляет широкое поле деятельности для альголога. Т. Г. сосредоточила свое внимание на изучении флоры водорослей минеральных и пресных водоемов Западной Сибири.

Результаты исследований альгофлоры водоемов за этот период отражены в ряде статей. В итоге исследований были описаны новые виды водорослей из минеральных водоемов Кулундинской степи и других сопредельных территорий.

В 1935 г. по предложению директора Ботанического института АН СССР академика Б. А. Келлера группа сотрудников Отдела споровых растений БИН приступила к составлению «Флоры пресноводных водорослей Ленинградской области». Позже тема была расширина и появилась «Флора континентальных водоемов европейского Севера СССР». Руководил этой работой крупный альголог, Заслуженный деятель науки РСФСР, д. б. н., проф. Н. Н. Воронихин. В составлении флоры участвовали крупнейшие специалисты И. А. Киселев, Е. К. Косинская, В. С. Порецкий и Т. Г. Попова. С 1939 г. Т. Г. работала ассистентом кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета. В этот период она провела изучение одной из наиболее трудных, но интересных групп водорослей — отдела *Euglenophyta*. С этого времени эвгленовые водоросли стали основным объектом исследований Т. Г. Поповой.

Составление «Флоры эвгленовых водорослей континентальных водоемов европейского Севера СССР» имело большое теоретическое и практическое значение. Были получены новые материалы по их экологии, выяснены географические закономерности распространения, характер внутривидовой изменчивости и объема ви-

дов. Данная работа явилась первым руководством для определения пресноводных водорослей. Это было начало большой флористической сводки по эвгленовым водорослям СССР. В 1941 г. Т. Г. Поповой была успешно защищена кандидатская диссертация. В 1951 г. этот труд был опубликован и удостоен премии имени академика В. Л. Комарова за 1952 г.

После эвакуации из Ленинграда в годы Великой Отечественной войны Т. Г. живет в Сибири. С 1944 г. она работает старшим научным сотрудником Западно-Сибирского филиала АН СССР, а после его реорганизации — в Сибирском отделении АН СССР. С 1959 г. становится заведующей кабинетом низших растений Биологического института, а с 1961 по 1968 г. заведует Лабораторией низших растений Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР. В дальнейшем в должности старшего научного сотрудника она осуществляла научное руководство этим коллективом вплоть до ухода на пенсию в 1976 г.

В это время она занимается изучением альгофлоры различных сибирских водоемов: озер Чаны, Убинского, водоемов бассейна р. Чульчи, Кара-Чумышского водохранилища и др. Ею получены новые данные по составу и количественной оценке фитопланктона ряда водоемов в Западной Сибири. Большие наблюдения над живым материалом и одновременное изучение литературы позволили Т. Г. определить взгляд на положение эвгленовых в системе растительного мира, разработать классификацию этого отдела. Т. Г. получила новые данные по экологии, географии, биологии эвгленовых водорослей, описала большое количество видов, разновидностей и форм, новых для науки. Эти материалы послужили основой докторской диссертации «Зеленые эвгленовые водоросли СССР», которая была успешно защищена в 1952 г.

По материалам диссертации в серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» был опубликован выпуск «Эвгленовые водоросли» (1955), допущенный в качестве учебного пособия для университетов. Этот определитель восполнил существенный пробел в альгологической литературе, став первым полным русским определителем эвгленовых водорослей.

В 1966 г. вышел первый выпуск «Флоры споровых растений СССР» — эвгленовых водорослей, содержащий кроме общей части обработку четырех родов: *Trachelomonas* Ehr., *Strombomonas* Defl., *Euglena* Ehr., *Eutreptia* Perty. В 1976 г. увидел свет второй выпуск «Флоры споровых растений СССР», подготовленный совместно с Т. А. Сафоновой. Эти две монографии явились итогом современных сведений об эвгленовых водорослях. Высокое научное качество ставит их в один ряд с классическими монографиями мировой альгологической литературы.

Научную работу Т. Г. Попова успешно сочетала с организаторской деятельностью. За сравнительно короткий срок ею была проведена большая работа по укреплению лаборатории молодыми научными кадрами. Т. Г. отдавала много сил и энергии своим многочисленным ученикам. Под ее руководством было подготовлено 7 кандидатов наук — альгологов. Она организовала подготовку для лаборатории специалистов по микологии и лихенологии в ведущих научных центрах по изучению споровых растений — в Ленинграде и Киеве, и только благодаря Т. Г. лаборатория выросла в крепкий, работоспособный, научный коллектив.

Крупный систематик-флорист Т. Г. Попова не ограничивала задачи лаборатории исследованиями лишь в этой области, а большое значение придавала развитию работ гидробиологического направления, необходимость в которых ощущается рыбохозяйственными, санитарными, проектными организациями.

Т. Г. Попова по праву является основателем современной альгологической школы в Западной Сибири. Это — высококвалифицированный ученый, удивительно трудолюбивый, оптимистически настроенный, необыкновенно обаятельный, доброжелательный и очень благодарный человек. Будучи крупным ученым, она была очень скромным и простым в обращении человеком, умеющим ценить каждый прожитый день. Она отличалась высокой требовательностью к себе и своим ученикам, преданностью любимому делу и пользовалась большим уважением всех, кому приходилось с ней общаться. Сотрудниками Лаборатории низших растений в ее честь названы 2 вида: водоросль *Gomphonema popovae* Levad. и лишайник *Aspicilia popovae* Sedeln.

Помнить о Татьяне Григорьевне Поповой всегда будут с благодарностью многие поколения ученых-альгологов и гидроботаников.

Основные публикации Т. Г. Поповой

1930. К флоре водорослей минеральных водоемов Западной Сибири // Изв. ГбС. Т. 29. Вып. 3—4. С. 237—264.

1931. *Lochmiopsis* новый род водорослей из сем. *Leptosireae* // Изв. Томск. отд. Русск. ботан. об-ва. Т. 3. № 1—2. Томск. С. 17—27. (Совместно с Н. Н. Воронихиным).

1935. Озеро Учум (Альгологический очерк) // Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та. Т. 1. Томск. С. 197—221. (Совместно с М. Дегтяревой).

1946. К познанию альгофлоры водоемов Северной Хакасии. Ч. 1. Альгофлора водоемов Ширинской (Качинской) степи // Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол. Т. 1. Вып. 2. С. 41—72.

1947. К познанию альгофлоры водоемов Северной Хакасии. Ч. 2. Водоросли Июсо-Ширинской и Ачинской степей // Там же. Т. 2. Вып. 1. С. 73—100.

1950. Фитопланктон водоемов бассейна реки Чульчи // Тр. Томск. гос. ун-та. Т. 111. Сер. биол. С. 93 — 104.

1951. Эвгленовые (*Euglenineae*) европейского Севера СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 7. С. 165—414.

1952. О некоторых интересных и новых для Западной Сибири видах эвгленовых // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 8. С. 5—15.

1955. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М. Вып. 7. 282 с.

1964. Опыт характеристики водорослевого населения водоемов Западной Сибири по широтным зонам // Водоросли и грибы Западной Сибири. Ч. 1. Новосибирск. С. 21— 34.

1966. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л. Т. 8. Вып. 1. 411 с.

1973. Альгологические исследования озера Убинского // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып. 14. С. 53—59.

1974. Распространение эвгленовых водорослей на территории СССР // Водные и наземные сообщества низших растений СССР. Новосибирск. С. 28—115. (Совместно с Т. А. Сафоновой).

1976. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. Л. Т. 9. Вып. 2. 288 с. (Совместно с Т. А. Сафоновой).

1980. Основные черты распределения и состава водорослевого населения озер Чаны и Яркуль в период многоводья 1947—1948 гг. // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М. С. 3—45.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 3)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Iris L. subgen. Iris sect. Pumilae (Baker) Rodionenko comb. et stat. nov. 432

Iris L. **subgen. Arillosae** Rodionenko **subgen. nov.** 433

Iris L. subgen. Crossiris Spach sest. Crossiris (Spach) Rodionenko comb. et stat. nov. 434

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 061.3(47 + 57) : 58 «2008»

© **В. Ю. Нешатаева**

XII ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (ПЕТРОЗАВОДСК, 22—27 СЕНТЯБРЯ 2008 г.)

V. Yu. NESHATAEVA. XII DELEGATE CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY (PETROZAVODSK, 22—27 SEPTEMBER 2008)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 30.01.2009

22—27 сентября 2008 г. в г. Петрозаводске состоялся XII Делегатский съезд Русского ботанического общества (РБО). В работе съезда приняли участие 450 человек, из них 167 делегатов и 293 гостя съезда, представляющих 49 отделений РБО. На пленарных и секционных заседаниях съезда было заслушано 250 устных докладов, а также представлено более 100 стендовых докладов. Шесть томов материалов съезда общим объемом свыше 200 учетно-издательских листов включили в себя более 896 научных статей ботаников России и сопредельных государств.

22 сентября съезд открыл вице-президент РБО **В. И. Василевич**. Участников съезда приветствовали председатель Оргкомитета XII Делегатского съезда РБО чл.-кор. РАН **А. Ф. Титов** (Петрозаводск), заместитель премьер-министра правительства Республики Карелия **В. А. Тольский**, президент Петрозаводского государственного университете **В. Н. Васильев**, академик НАН Республики Беларусь **В. И. Парфенов** и другие официальные лица. Проф. **В. Т. Ярмишко** зачитал письмо президента РБО чл.-кор. РАН **Р. В. Камелина** участникам съезда.

В тот же день на первом пленарном заседании, посвященном фундаментальным и прикладным проблемам ботаники, были заслушаны доклады **Г. А. Елиной** (Петрозаводск) «Структурно-динамический анализ растительности Карелии на многовековом уровне», **В. И. Василевича** (С.-Петербург) «Видовое разнообразие растительных сообществ», **А. Н. Громцева** (Петрозаводск) «Динамика разнообразия лесных сообществ европейской тайги в естественных условиях и после антропогенных нарушений», **А. Л. Буданцева** (С.-Петербург) «Современное содержание ботанического ресурсоведения».

После перерыва состоялось вечернее пленарное заседание, на котором были заслушаны доклады **А. С. Демидова** (Москва) «Роль ботанических садов России в сохранении биоразнообразия», чл.-кор. РАН **Т. Б. Батыгиной** (С.-Петербург) «Роль стволовых клеток растений в онтогенезе и репродукции», **Н. С. Пробатовой** (Владивосток) «Хромосомные числа злаков», чл.-кор. РАН **Ю. В. Гамалея** (С.-Петербург) «Перспективы сравнительной анатомии и физиологии растений» и чл.-кор. РАН **А. Ф. Титова** (Петрозаводск) «Влияние тяжелых металлов на растения (физиологический аспект)».

Вечером состоялся прием-фуршет в Экспоцентре г. Петрозаводска.

23—24 сентября прошли заседания 17 секций: «Биосистематика, кариосистематика и молекулярная филогения», «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология», «Экологическая физиология и биохимия растений», «Альгология», «Лихенология», «Микология», «Бриология», «Геоботаника», «Ботаническое ресурсоведение», «Культурные и сорные растения», «Охрана растительного мира», «Палеоботаника», «Систематика и флористика высших растений», «Сравнительная флористика», «Урбанофлористика», «Интродукция растений». В рамках работы съезда также состоялось заседание Совета ботанических садов России.

25 сентября состоялось делегатское заседание РБО. По предложению вице-президента РБО **В. И. Василевича** делегаты съезда почтили минутой молчания память почетных и действительных членов РБО, ушедших из жизни за последние годы. Затем были заслушаны и обсуждены отчетные доклады Ученого секретаря РБО **В. Ю. Нешатаевой** о деятельности Русского ботанического общества в период между XI и XII Делегатскими съездами РБО (2003—2008 гг.) и председателя Ревизионной комиссии РБО **Л. А. Кузнецова** о финансовой деятельности РБО. В прениях по отчетным докладам выступили **Л. В. Аверьянов** (СПб.), **П. В. Крестов** (Владивосток), **А. Н. Куприянов** (Кемерово), чл.-кор. РАН **В. П. Седельников** (Новосибирск), **И. А. Шанцер** (Москва) и др. Делегаты съезда направили приветственные телеграммы Почетному президенту РБО академику **А. Л. Тахтаджяну** и президенту РБО чл.-кор. РАН **Р. В. Камелину.**

В тот же день на съезде тайным голосованием были избраны почетные члены РБО: **М. А. Бондарцева**, **М. Г. Буинова**, **А. Е. Васильев**, **Н. С. Голубкова**, **И. Ю. Коропачинский**, **А. С. Лантратова**, **В. И. Матвеев**, **Е. А. Мирославов** и **П. А. Тимофеев**.

После выдвижения кандидатов на пост президента РБО, а также членов Совета РБО и Ревизионной комиссии было проведено тайное голосование по предложенным кандидатурам.

С сообщениями о работе региональных отделений РБО выступили делегаты **О. Л. Кузнецов** (Петрозаводск), **А. Н. Куприянов** (Кемерово), **П. В. Крестов** (Владивосток), **В. С. Новиков** (Москва), **М. М. Черосов** (Якутия) и др.

Были подведены результаты тайного голосования по выборам руководящих органов РБО. Президентом Русского ботанического общества был вновь избран **Р. В. Камелин**. В состав совета вошли **В. А. Агафонов** (Воронеж), **М. П. Андреев** (СПб.), **О. М. Афонина** (СПб.), **К. С. Байков** (Новосибирск), **Н. М. Бакташева** (Калмыкия), **М. П. Баранов** (СПб.), **О. Г. Баранова** (Ижевск), **Т. Б. Батыгина** (СПб.), **М. А. Березуцкий** (Саратов), **А. Л. Буданцев** (СПб.), **В. И. Василевич** (СПб.), **К. Л. Виноградова** (СПб.), **Ю. В. Гамалей** (СПб.), **Д. В. Гельтман** (СПб.), **С. И. Генкал** (Борок), **Л. Е. Горбатенко** (СПб.), **Ю. Н. Горбунов** (Москва), **П. Г. Горовой** (Владивосток), **С. В. Дегтева** (Сыктывкар), **В. И. Дорофеев** (СПб.), **А. Л. Иванов** (Ставрополь), **М. С. Игнатов** (Москва), **М. В. Казакова** (Рязань), **И. В. Каратыгин** (СПб.), **Г. Ю. Клинкова** (Волгоград), **А. Е. Коваленко** (СПб.), **Н. А. Константинова** (Мурманск), **П. В. Крестов** (Владивосток), **О Л. Кузнецов** (Петрозаводск), **Е. Л. Любарский** (Казань), **М. М. Магомедмирзаев** (Махачкала), **Л. И. Малышев** (Новосибирск), **Ю. И. Манько** (Владивосток), **Е. А. Мирославов** (СПб.), **А. А. Мулдашев** (Башкортостан), **В. Ю. Нешатаев** (СПб.), **В. Ю. Нешатаева** (СПб.), **Ю. К. Новожилов** (СПб.), **С. А. Овеснов** (Пермь), **В. Н. Павлов** (Москва), **А. А. Паутов** (СПб.), **А. Д. Потемкин** (СПб.), **А. С. Ревушкин** (Томск), **В. А. Сагалаев** (Волгоград), **С. В. Саксонов** (Самара), **В. П. Седельников** (Новосибирск), **Т. Б. Силаева** (Саранск), **Т. Н. Смекалова** (СПб.), **Ю. С. Смирнов** (СПб.), **А. А. Таран** (Южно-Сахалинск), **А. К. Тимонин** (Москва), **П. А. Тимофеев** (Якутск), **В. В. Туганаев** (Ижевск), **Н. Н. Цвелёв** (СПб.), **М. В. Черосов** (Якутск), **И. А. Шанцер** (Москва), **С. Д. Шлотгауэр** (Хабаровск), **А. И. Шмаков** (Барнаул), **В. С. Шнеер** (СПб.), **М. В. Шустов** (Ульяновск), **С. Х. Шхагапсоев** (Нальчик).

После окончания делегатского заседания под председательством В. И. Василевича состоялось первое заседание нового Совета РБО, на котором открытым голосованием были избраны вице-президенты, Ученый секретарь и президиум Совета РБО. Вице-президентами были избраны **Л. В. Аверьянов, А. Л. Буданцев, В. И. Василевич** и **В. Т. Ярмишко.** В состав президиума РБО помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря вошли **Т. Б. Батыгина, А. С. Демидов, В. С. Ипатов, И. Ю. Коропачинский, А. М. Крышень, В. С. Новиков, М. Г. Пименов** и **Г. П. Яковлев.**

26 сентября состоялось второе пленарное заседание, на котором были подведены итоги съезда. С сообщениями о результатах работы секций выступили **А. Е. Коваленко** (СПб.), **А. Д. Потемкин** (СПб.), **Ю. В. Гамалей** (СПб.) и др.

Участники съезда приняли проект резолюции, одобрили деятельность Общества за отчетный период и определили основные направления дальнейших ботанических исследований в России.

После окончания заседаний съезда 27—29 сентября делегаты и гости съезда приняли участие в ботанических экскурсиях в Северное Приладожье, на острова Валаам и Кижи, в заповедник «Кивач».

УДК 061.3(47+57):58 «2008» Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 3

© В. Ю. Нешатаева

ОТЧЕТ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В ПЕРИОД МЕЖДУ XI И XII ДЕЛЕГАТСКИМИ СЪЕЗДАМИ (2003—2008 гг.)

V. Yu. NESHATAEVA. A REPORT ON THE ACTIVITY OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY FOR THE PERIOD BETWEEN XI AND XII DELEGATE CONGRESSES (2003—2008)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 30.01.2009

Русское ботаническое общество (РБО) — одно из старейших добровольных научных обществ России, объединяющее в своем составе свыше 2500 ботаников России и зарубежных стран, специализирующихся в различных областях науки и ботанического образования.

Русское ботаническое общество было учреждено в декабре 1915 г. по инициативе ряда крупных ботаников и ботанических коллективов России. Цель Общества — всемерно способствовать развитию и процветанию отечественной ботаники.

Президентами РБО в разные этапы его развития являлись крупнейшие отечественные ботаники: академики И. П. Бородин, В. Л. Комаров, В. Н. Сукачев, Е. М. Лавренко, А. Л. Тахтаджян. Начиная с 1991 г. Общество возглавляет чл.-кор. РАН Р. В. Камелин.

На сегодняшний момент в состав РБО входит 49 региональных отделений, в которых состоят 2350 члена Общества, специализирующихся в различных областях ботанической науки, в том числе 1017 кандидатов наук, 306 докторов наук, 10 членов-корреспондентов и 4 академика РАН и зарубежных академий наук.

Крупнейшими региональными отделениями РБО в настоящее время являются Центральное, объединяющее в своем составе 460 человек, Приморское — 146, Московское — 151, Новосибирское — 115 и Екатеринбургское — 81 человека. За период с 2003 по 2008 г. ряды общества пополнились 370 новыми членами.

За отчетный период в региональных отделениях РБО прошло 183 заседания, на которых обсуждался широкий спектр вопросов современной ботанической науки. Наиболее активными являются члены Борковского отделения (председатель В. Г. Папченков), Приморского отделения (Ю. И. Манько), Новосибирского (В. М. Доронькин), Якутского (М. М. Черосов), Татарстанского (Е. Л. Любарский), Карельского (О. Л. Кузнецов), Екатеринбургского (В. А. Мухин), Самарского (В. И. Матвеев), Коми (С. В. Дегтева) и Башкирского (Р. Ф. Минибаев). В состав Центрального отделения РБО входят 21 секция и комиссия по различным областям ботанической науки, которые за отчетный период организовали и провели 219 заседаний. Наиболее активно работали секции «Альгология», «Экологическая физиология и биохимия растений», и «Кариосистематика и молекулярная систематика растений».

Важной формой работы секций и комиссий Центрального отделения, а также региональных отделений является организация научных семинаров, школ, конференций и юбилейных заседаний, посвященных памяти выдающихся ученых-ботаников. Так, за период 2003—2008 гг. отделениями РБО были организованы следующие научные школы и конференции:

— *Алтайское отделение* — «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2003 г.

— *Борковское отделение* — «Экосистемы малых рек», 2004 г.; «Первичная продукция водных экосистем», 2004 г.; VI Всероссийская школа-конференция «Гидроботаника-2005». Борок, 2005; «IX Школа диатомологов России и стран СНГ». Борок, 2005 г.

— *Бурятское отделение* — «Научные основы сохранения водосборных бассейнов». Улан-Удэ, 2004 г.

— *Екатеринбургское отделение* — Молодежная конференция «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты». Екатеринбург, 2004; Всероссийская конференция молодых ученых «Экология от генов до экосистем». Екатеринбург, 2005 г.

— *Иркутское отделение* — Международная конференция Сосновской коалиции экологических организаций Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 2005.

— *Кабардино-Балкарское отделение* — Республиканская конференция «Природа Черекского района Кабардино-Балкарской Республики». Нальчик, 2005.

— *Калининградское отделение* — «Роль ботанических садов в сохранении и обогащении биоразнообразия видов». Калининград, 2004 г.

— *Камчатское отделение* — «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. Ежегодно, 2003—2007 гг.

— *Карельское отделение* — «Актуальные проблемы геоботаники». III Всероссийская школа-конференция. Петрозаводск, 2007 г.

— *Оренбургское отделение* — III Международный симпозиум «Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты». Оренбург, 2003.

— *Приморское отделение* — ежегодные «Комаровские чтения». Владивосток. 2003—2007 гг.

— *Самарское отделение* — «III Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции».Ульяновск, 2004; IV Любищевские чтения. Тольятти, 2005.

— *Татарстанское отделение* — Всероссийская конференция «Современные аспекты экологии и экологического образования». Казань, 2005 г.; «Сохранение биоразнообразия и биологическое образование». Елабуга, 2005 г.

— *Томское отд*еление — Школа-конференция молодых ученых «Экология Южной Сибири». Абакан, 2004 г.

— *Тывинское отделение* — «Геосистемы Убсунурской котловины — показатель динамики биосферных процессов Центральной Азии». Кызыл, 2004 г.

— *Тюменское отделение* — конференция «Словцовские чтения». Тюмень. 2004, 2005 гг. Молодежная конференция старшеклассников «Сохраним нашу землю голубой и зеленой». Тюмень, 2005 г.

— *Хабаровское отделение* — VII симпозиум «Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке». Биробиджан, 2005 г.

Кроме того, члены региональных отделений Общества активно занимались научно-просветительской и образовательной деятельностью, принимали участие в организации и проведении биологических олимпиад, выставок, экологических летних лагерей для школьников, в чтении научно-популярных лекций, выступали по радио и телевидению с пропагандой ботанических знаний, публиковали научно-популярные статьи и книги, активно участвовали в природоохранных мероприятиях, особенно в подготовке и издании региональных «Красных книг» и «Красной книги Российской Федерации».

Из юбилейных заседаний следует отметить ежегодные чтения, посвященные памяти академика С. П. Костычева, организуемые секцией «Экологическая физиология и биохимия растений» совместно с кафедрой физиологии и биохимии растений С.-Петербургского университета, а также заседания, посвященные памяти выдающегося геоботаника Е. А. Галкиной, организованное секцией болотоведения. Всего за отчетный период при финансовой поддержке Общества было организовано и проведено 11 научных мероприятий. В эти же годы под эгидой РБО был организован ряд международных и всероссийских научных конференций, совещаний и симпозиумов.

Основным периодическим изданием Общества является «Ботанический журнал», в котором публикуются важнейшие результаты исследований в различных областях современной ботаники. С 2000 г. под эгидой и при поддержке РБО и БИН РАН издается общероссийский геоботанический журнал «Растительность России». За отчетный период было опубликовано 8 номеров. Алтайским отделением РБО на базе Алтайского государственного университета (г. Барнаул) издается журнал «Turczaninowia». Камчатским отделением были изданы «Ботанические исследования на Камчатке» (2004 г.); «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004—2007 гг.); Отделение принимало участие в издании «Красной книги Камчатки». Кемеровским отделением были опубликованы «Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий». (Вып. 2. Кемерово, 2006. Вып. 3. Кемерово, 2007. Отв. ред. А. Н. Куприянов). Тюменским отделением издан ежегодник Тюменского областного краеведческого музея «Земля Тюменская». Удмуртским отделением — «Справочник ботаников России» (Ижевск, 2006. Отв. ред. О. Г. Баранова) и Якутским отделением — «Синантропная растительность Якутии» (Якутск, 2006).

С целью оперативного отражения текущей информации в отчетный период создавался и обновлялся интернет-сайт РБО. Сайт содержит следующие разделы: структура РБО (руководящие органы, отделения, секции и комиссии), Устав РБО, История РБО, Информация, Новости РБО (протоколы заседаний президиума РБО, новые члены РБО, новости отделений РБО). Сайт РБО находится по адресу http://www.binran.ru/rbo/index.htm. Обновляется база данных РБО, включающая информацию о членах Общества и отделениях РБО. Электронная версия базы данных размещена на сайте РБО.

РЕЗОЛЮЦИЯ XII ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

RESOLUTION OF THE XII DELEGATE CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Делегаты XII съезда Русского ботанического общества (далее съезда) и участники Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках съезда, отмечают, что проведенный в г. Петрозаводске (22—26 сентября) съезд стал важным событием в развитии ботанической науки на современном этапе. Достижения ботаников Российской Федерации отражены в пленарных и секционных докладах конференции и в 6 томах материалов общим объемом, превышающим 200 учетно-издательских листов. Работа конференции проходила по 17 секциям: «Биосистематика, кариосистематика и молекулярная филогения», «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология», «Экологическая физиология и биохимия растений», «Альгология», «Лихенология», «Микология», «Бриология», «Геоботаника», «Ботаническое ресурсоведение», «Культурные и сорные растения», «Охрана растений», «Палеоботаника», «Систематика высших растений и флористика», «Сравнительная флористика», «Урбанофлора», «Интродукция растений».

Материалы съезда и представленные доклады показали, что ботаниками России широко охвачены основные разделы и направления фундаментальной и прикладной ботаники, имеющие большое значение для народного хозяйства страны. За 5 лет, прошедших со времени предыдущего съезда, достигнуты важные научные результаты в изучении сосудистых растений, мохообразных, водорослей, лишайников и грибов, растительного покрова, охраны растительного мира, в том числе в создании «Красной книги Российской Федерации. Растения и грибы» и региональных красных книг. Развиваются экспериментальные направления ботанической науки, все шире используются молекулярно-генетические и физиолого-биохимические методы исследований, обновляется инструментальная база. Отрадным является тот факт, что в ряды российских ботаников вливается талантливая научная молодежь.

Отмечая многие положительные факты и явления, нельзя не указать и на ряд отрицательных моментов. Например, вопреки общемировым тенденциям развития возобновляемых источников энергии, правительство РФ не уделяет должного внимания растительным ресурсам, их рациональному использованию. Не все решения и рекомендации XI съезда РБО (Новосибирск, 2003 г.), центральная тема которого касалась ботанического образования в России, были учтены руководством Министерства образования и науки РФ. В частности, из стандартов образования в школе и в вузах в последние годы исчезает ботаника. Продолжается процесс ухудшения качества преподавания ботанических дисциплин в университетах: катастрофически сокращается число часов, некоторые разделы ботаники вообще исключаются из обязательного перечня преподаваемых дисциплин. Образовательные стандарты средней школы сводят на нет элементарную ботаническую подготовку школьников.

Как отмечают участники съезда, Петрозаводск не случайно был выбран площадкой для проведения XII съезда РБО. Здесь, в институтах Карельского научного центра РАН, Петрозаводском государственном и Карельском государственном педагогическом университетах сложились и активно работают научные школы по болотоведению и лесоведению, экологической физиологии растений. Заметны достижения карельских ботаников в исследовании флоры сосудистых растений, мхов, водорослей, лишайников, грибов. Тема конференции как нельзя лучше подходит для Карелии, так как здесь удачно сочетаются фундаментальные и прикладные исследования. В Карелии изучаются ресурсы болот и лесов, создаются новые высокопродуктивные сорта кормовых злаков, разрабатываются способы выращивания древесных растений с узорчатой древесиной и т. п. Одной из основных задач своей деятельности карельские ученые видят в сохранении уникального растительного мира Восточной Фенноскандии.

Заслушав и обсудив пленарные и секционные доклады, отчет Ученого секретаря РБО о деятельности Общества за период с 2003 по 2008 г., отчет Ревизионной комиссии,

Съезд постановляет

Одобрить деятельность Общества и его руководящих органов за прошедший период, утвердить отчеты Ученого секретаря РБО и Ревизионной комиссии.

Рекомендовать региональным отделениям РБО проводить полевые ботанические экскурсии и семинары.

Всячески поддерживать ботанические коллекции учреждений, относящихся к разным ведомствам (гербарные и музейные собрания, коллекции живых растений ботанических садов и дендрариев, специализированные лабораторные коллекции культурных растений и грибов и т. д.).

Усилить работу по популяризации ботанических знаний, включая подготовку качественной научно-популярной и учебной литературы.

Рекомендовать секциям, комиссиям РБО регулярно составлять обзоры достижений ботанической науки для специальных ботанических журналов, оказывать всевозможную поддержку действующим журналам и продолжающимся в том числе региональным ботаническим изданиям.

Поручить президиуму РБО обратиться в Министерство природных ресурсов и экологии РФ с предложением организовать рабочее совещание по разработке неотложных мер охраны ря да видов растений, включенных в «Красную книгу РФ», заслуживающих по оценке специалистов-ботаников первоочередной охраны.

Поручить президиуму РБО обратить внимание Министерства природных ресурсов и экологии РФ на сложившуюся практику проведения экологических экспертиз без привлечения квалифицированных ботаников (в особенности при крупных индустриальных проектах в Сибири и на Дальнем Востоке).

Считать неприемлемой политику Министерства образования РФ, выражающуюся в разработке образовательных стандартов, несоответствующих современному состоянию и не учитывающих основные тенденции развития естественных наук. Обратить внимание Министерства образования РФ на совершенно неприемлемо низкие объемы преподавания ботаники в школах РФ, на отсутствие программ подготовки в университетах специалистов-микологов и специалистов по интродукции растений.

Просить Отделение Биологических наук РАН рассмотреть вопрос об увеличении годового объема «Бюллетеня Главного Ботанического сада РАН» с 2 до 4 выпусков (с необходимой при этом коррекцией профиля издания и формированием авторитетной редколлегии).

Поручить Ученому секретарю РБО в короткий срок создать независимый сайт РБО (доступный для пополнения информации on-line).

Считать одной из важнейших задач деятельности РБО неформальную (общественную) координацию и интеграцию исследований в разных разделах ботаники, способствовать созданию центров коллективного пользования современным дорогостоящим оборудованием.

Выразить благодарность Карельскому научному центру РАН (КарНЦ РАН), Институту биологии КарНЦ РАН, Институту леса КарНЦ РАН, Петрозаводскому государственному университету и Карельскому государственному педагогическому университету за сложнейшую работу по организации и проведению съезда.

Отметить большую и важную работу программного комитета, включавшего ведущих сотрудников БИН РАН, СПбГУ, КарНЦ РАН и ПетрГУ по подготовке программы конференции и ее материалов к публикации.

Поддержать инициативу Ботанического института РАН по проведению очередного XIII съезда РБО в 2013 г. в С.-Петербурге.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 3)

Page

Vassilyev A. E. The ultrastructure and genesis of druse idioblasts in leaves of *Urtica dioica* (*Urticaceae*) and *Populus deltoides* (*Salicaceae*) 321

Grigoryeva V. V., Korobkov A. A., Tokarev P. I. Pollen morphology of the genus *Artemisia* (*Asteraceae*) 328

COMMUNICATIONS

Bychenko T. M. Peculiarities of developmental biology and ontogenetic conditions of a rare species of Cisbaikalia, *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) 352

Skolzneva L. N., Kirik A. I. The change of vegetation in the tract Galichya Gora over 95 years (Lipetsk Region) 359

Volkova L. V. Biological peculiarities of the dominanting herbs in subnemoral forests of the southern West Siberia 368

Petrovsky V. V., Koroleva T. M. The flora of forest-tundra territories of the Malyi Anyui River middle course (Anyui Upland) 382

Seledets V. P. Comparative ecological analysis of continental and island coenopopulations of *Leymus mollis* (*Poaceae*) in the Russian Far East 397

Lachashvili N. J. Reaumurieta cistoides formation communities of the Iori Plateau (East Georgia) 405

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Rodionenko G. I. A new system of the genus *Iris* (*Iridaceae*) 423

FLORISTIC RECORDS

Urbanavichus G. P., Urbanavichene I. N. *Melanelixia villosella* (*Parmeliaceae*), a new species to the lichen flora of Russia from Eastern Sayan 436

Afonina O. M., Ignatova E. A. *Syntrichia amphidiaceae* (*Pottiaceae*), a new species for the moss flora of Russia 439

CHROMOSOME NUMBERS

Krasnikov A. A., Doronkin V. M. Chromosome numbers of some *Iris* species (*Iridaceae*) of Asian Russia 444

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Mordak E. V. Marina Vasilievna Baranova (on the 75-years anniversary) 446

Mikheev A. D., Skripchinsky Vl. V., Skripchinsky A. V., Schevchenko G. T. Vasiliy Vasilyevich Skripchinsky (on the 100th anniversary) 456

Naumenko Yu. V., Ermolaev V. I. Tatyana Grigorievna Popova (on the 110-years anniversary) 470

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Neshataeva V. Yu. XII Delegate congress of the Russian Botanical society (Petrozavodsk, 22—27 September 2008) 474

Neshataeva V. Yu. A report of the activity of the Russian Botanical society for the period between XI and XII Delegate congresses (2002—2008) 476

Resolution of the XII Delegate congress of the Russian botanical society 479

Index of new plant names 473

«Наука»
Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 3)

Стр.

Васильев А. Е. Ультраструктура и генезис друзоносных идиобластов в листьях *Urtica dioica* (*Urticaceae*) и *Populus deltoides* (*Salicaceae*) 321
Григорьева В. В., Коробков А. А., Токарев П. И. Морфология пыльцы рода *Artemisia* (*Asteraceae*) 328

СООБЩЕНИЯ

Быченко Т. М. Особенности биологии развития и онтогенетические состояния редкого вида Прибайкалья *Cypripedium guttatum* (*Orchidaceae*) 352
Скользнева Л. Н., Кирик А. И. Изменение растительности урочища Галичья гора за 95 лет (Липецкая область) 359
Волкова Л. В. Особенности биологии доминантов травяного яруса в черневых лесах юга Западной Сибири 368
Петровский В. В., Королева Т. М. Флора лесотундровых территорий среднего течения реки Малый Анюй (Анюйское нагорье) 382
Селедец В. П. Сравнительный экологический анализ материковых и островных ценопопуляций *Leymus mollis* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России 397
Лачашвили Н. И. Сообщества формации Reaumurieta cistoides Иорского плоскогорья (Восточная Грузия) 405

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Родионенко Г. И. Новая система рода *Iris* (*Iridaceae*) 423

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. *Melanelixia villosella* (*Parmeliaceae*) — новый для лихенофлоры России вид из Восточного Саяна 436
Афонина О. М., Игнатова Е. А. *Syntrichia amphidiaceae* (*Pottiaceae*) — новый вид для флоры мхов России 439

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Красников А. А., Доронькин В. М. Числа хромосом представителей рода *Iris* (*Iridaceae*) Азиатской России 444

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Мордак Е. В. Марина Васильевна Баранова (к 75-летию со дня рождения) 446
Михеев А. Д., Скрипчинский Вл. В., Скрипчинский А. В., Шевченко Г. Т. Василий Васильевич Скрипчинский (к 100-летию со дня рождения) 456
Науменко Ю. В., Ермолаев В. И. Татьяна Григорьевна Попова (к 110-летию со дня рождения) 470

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Нешатаева В. Ю. XII Делегатский съезд Русского ботанического общества (Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.) 474
Нешатаева В. Ю. Отчет о деятельности Русского ботанического общества за период между XI и XII Делегатскими съездами (2003—2008 гг.) 476
Резолюция XII Делегатского съезда Русского ботанического общества 479
Указатель новых названий растений 473

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 3. 321—480.